ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIECTION DE

G. PRUVOT
CHARGÉ DE COURS A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS-SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

QUATRIÈME SÉRIE

TOME QUATRIÈME

PARIS
LIBRAIRIE C. REINWALD
SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS
15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

Tous droits réservés

1905-1906

TABLE DES MATIÈRES

du tome quatrième de la quatrième série

(677 pages, XXIV planches, 140 figures)

Notes et Revue

(2 numéros, XXXVI pages, 10 figures)

Voir la Table spéciale des matières à la page XXXVI

Fascicule 1

(Paru le 1er Octobre 1905)

A. Pizon. — L'évolution des Diplosomes (Ascidies composées) (avec les Pl. I à VIII) 1

Fascicule 2

(Paru le 1er Novembre 1905)

L. Brasil. — Nouvelles recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées (avec les Pl. IX et X) 69

Fascicule 3

(Paru le 10 Décembre 1905)

M. Caullery et F. Mesnil. — Recherches sur les Haplosporidies (avec 14 fig. d. l. texte et Pl. XI à XIII) 101

Fascicule 4

(Paru le 10 Décembre 1905)

L. Bruntz. — Étude physiologique sur les Phyllopodes branchiopodes. Phagocytose et excrétion (avec la Pl. XIV). 183

17993

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule 5

(Paru le 10 Janvier 1906)

J. Borcea. — Recherches sur le système uro-génital des Elasmobranches (avec 103 fig. d. l. texte et les Pl. XV à XVI) 199

Fascicule 6

(Paru le 1er Juin 1906)

P. Marchal. — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. — II. Les Platygasters (avec 13 fig. d. l. texte et les Pl. XVII à XXIV) 485

Index alphabétique des matières 641

Versailles, Société Anonyme des Imprimeries Gérardin.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e Série T. IV. **NOTES ET REVUE** *1905. N° 1.*

I

SUR LES REINS DU *CAULARCHUS MAEANDRICUS* GIRARD GOBIÉSOCIDÉ DE LA COTE AMÉRICAINE DU PACIFIQUE

par

F. Guitel

Professeur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Rennes

La famille des Gobiésocidés est caractérisée par la possession d'un appareil adhésif ventral constitué dans sa région antérieure par les nageoires ventrales et dans sa région postérieure par une partie des nageoires pectorales

Dans une première sous-famille, l'appareil ventral est divisé en deux parties par un pli transversal ; c'est celle à laquelle appartiennent tous les Gobiésocidés européens. Dans la seconde sous-famille, au contraire, le pli transversal n'existant pas, le disque reste simple. Cette section ne comprend que des formes exotiques.

Après avoir étudié avec quelque détail le rein de cinq espèces de

Lepadogaster[1], il m'a paru intéressant d'examiner celui d'une forme à disque ventral simple.

L'animal qui m'a servi est le *Caularchus maeandricus* Girard dont j'ai pu me procurer quatre exemplaires[2].

Ces quatre animaux, tous mâles, mesuraient 90, 105, 125 et 128 millimètres de longueur. Ils m'ont été envoyés dans l'alcool sans que les reins aient été au préalable fixés par les réactifs appropriés. J'ai pu néanmoins élucider les points principaux de la structure de ces organes

Forme extérieure. — Les deux reins sont intimement accolés par leur bord interne sur les deux cinquièmes postérieurs de leur longueur.

Antérieurement, chaque rein débute par une partie ayant, en projection horizontale, la forme d'une demi-ellipse allongée d'avant en arrière, à bord convexe externe. Immédiatement en arrière de cette partie se trouve un rétrécissement assez considérable au-delà duquel le rein se renfle pour diminuer ensuite régulièrement de largeur jusqu'à son extrémité postérieure.

La région située en arrière de la partie antérieure demi-elliptique constitue la presque totalité du rein. Elle comporte deux parties qui passent insensiblement de l'une à l'autre. L'antérieure est tranchante sur son bord externe tandis que son bord interne est fortement épaissi. Sur la face dorsale de cette partie on remarque plusieurs sillons transversaux extrêmement profonds déterminés par la saillie des côtes qui s'enfoncent dorso-ventralement dans la substance du rein. Les sillons dorsaux dont il vient d'être question divisent le rein en un certain nombre de segments successifs dont la face externe fortement élargie est profondément excavée.

A partir du point où les deux reins s'accolent, ces organes deviennent plus simples, ils perdent à peu près complètement leurs sillons dorsaux et la différence d'épaisseur de leurs deux bords.

[1] Sur le rein du *Lepadogaster Gouanii* (*Comptes rendus Acad. Sc.*, 25 juin 1900.).
Sur le rein des *Lepadogaster Gouanii* Lacépède, et *Candollii* Risso (*Bull. Soc. scient. et méd. de l'Ouest*, X, 1901.).
Sur le rein des *Lepadogaster bimaculatus* Fleming, et *microcéphalus*. Brook (*Bull. Soc. scient. et méd. de l'Ouest*, XI, 1902.).
Sur la variation du rein dans le genre *Lepadogaster* (*Archives Zool. exp. et gén.* (4), Vol. I, 1903, Notes et Revue.).

[2] Je dois ces animaux à l'amabilité de M. le professeur John Snyder de la Leland Stanford University (Palo Alto, Californie) qui me les a fait parvenir sur la demande de mon ami M. le docteur Bashford Dean, professeur à la Columbia University de New-York. Ils proviennent du Puget Sound dans l'Etat de Washington.

On verra plus loin à quelles particularités internes correspondent ces accidents externes.

Pronéphros. — Le pronéphros du *Caularchus* est persistant comme celui des différents *Lepadogaster* que j'ai précédemment étudiés. Il débute par un glomérule géant de Malpighi dont la capsule peut atteindre jusqu'à $1^{mm},5$ et le peloton glomérulaire presque $0^{mm},9$ de diamètre.

Au glomérule fait suite un peloton comportant trois anses : la première de faible calibre, très contournée, a une direction générale presque perpendiculaire au bord interne du rein ; la seconde présente un trajet longitudinal direct, elle est dépourvue de circonvolutions et son calibre est notablement plus grand que celui de la précédente. Cette deuxième anse se continue avec une troisième, récurrente, également longitudinale et aussi dépourvue de circonvolutions que la seconde ; c'est celle qui s'abouche avec le canal du mésonéphros.

La totalité des trois anses pronéphrétiques est contenue dans la région initiale semi-elliptique du rein, dont il a été question dans la description de l'extérieur. Du côté droit le glomérule est tangent au bord interne du rein. Du côté gauche, au contraire, l'anse initiale se prolonge au-delà de ce bord et forme au glomérule un court pédoncule

On voit en somme que le pronéphros ne diffère en rien d'essentiel de celui des *Lepadogaster*. Il est cependant un peu plus simple en ce sens que ses anses sont beaucoup moins circonvolutionnées que chez ces derniers. C'est en partie à cette circonstance que j'ai dû de pouvoir élucider le trajet des anses pronéphrétiques sur des pièces fixées d'une manière défectueuse.

Mésonéphros. — Il est représenté par le canal segmentaire qui, partant de l'extrémité antérieure de l'anse récurrente du pronéphros, se recourbe immédiatement en arrière et parcourt en ligne droite le rein dans toute sa longueur. A leur extrémité tout à fait postérieure les deux canaux segmentaires se fusionnent; le canal unique qui résulte de cette fusion se réfléchit en avant en se plaçant sur la face ventrale des reins et, après un court trajet récurrent, se jette dans la vessie urinaire.

Dans toute leur longueur, sauf cependant à leur extrémité tout à fait postérieure, ainsi que dans leur partie récurrente, les deux canaux segmentaires sont hérissés de canalicules greffés sur eux

perpendiculairement à leur direction. Ce sont les homologues des canaux arborescents sans glomérules des *Lepadogaster*. En raison du mauvais état de fixation des pièces, je n'ai pas pu élucider la question de savoir si ces canalicules sont réellement arborescents. Ce qu'il y a d'incontestable c'est que leur diamètre est considérable et s'ils sont ramifiés ils ne doivent présenter qu'un bien petit nombre de branches de grand diamètre.

Outre les canalicules homologues des canaux arborescents des *Lepadogaster*, le mésonéphros comporte encore des pelotons. L'impossibilité de faire des injections colorées bien limitées dans des reins fixés d'une manière défectueuse, m'a empêché d'établir avec rigueur le nombre de pelotons mésonéphrétiques que peut comporter le rein du *Caularchus*; cependant dans plusieurs des reins examinés dans l'essence de girofles, après coloration en masse, j'ai pu compter au moins cinq pelotons mésonéphrétiques de chaque côté. D'autre part, dans un rein qui a été coupé longitudinalement dans toute son étendue, j'ai compté avec certitude sept glomérules mésonéphrétiques.

Ces glomérules sont toujours situés à très faible distance de la face interne du rein; cette particularité tient à ce que les *tubuli contorti* auxquels ils appartiennent occupent exclusivement la partie interne du rein où ils produisent un épaississement considérable. C'est à l'existence de ces pelotons qu'est due la forme triangulaire particulière que présente le mésonéphros en coupe transversale : bord interne très épais, bord externe mince et presque tranchant.

L'absence de pelotons dans la région d'accolement des deux reins explique l'égalité d'épaisseur de leurs deux bords interne et externe dans cette région.

Urèthre et Canaux déférents. — Le canal de l'urèthre longe la papille uro-génitale dans toute sa longueur, ventralement par rapport au canal déférent. De chaque testicule se détachent plusieurs petits canaux déférents (jusqu'à quatre). Ces canalicules se fusionnent de chaque côté en un seul canal, puis après un très court trajet ces deux canaux se fusionnent à leur tour en un canal déférent unique qui longe la papille dans toute son étendue en passant, comme il vient d'être dit, dorsalement par rapport au canal de l'urèthre.

Papille uro-génitale. — La papille uro-génitale se compose de deux régions : une basilaire très élargie surmontée par une terminale médiane conique.

Capsules surrénales. — Sur la face dorsale des reins, au niveau du point où le canal unique résultant de la fusion des deux canaux segmentaires devient récurrent, on observe deux petites masses arrondies, situées à une petite distance l'une derrière l'autre, mais s'écartant légèrement du plan de symétrie, l'une à gauche, l'autre à droite. Ces deux masses représentent les deux capsules surrénales. Dans un individu dont les reins mesuraient 44 millimètres de longeur totale l'une des capsules avait 1 millimètre sur $0^{mm},52$ et l'autre $0^{mm},57$ sur $0^{mm},67$.

Les capsules surrénales existent également dans les cinq espèces de *Lepadogaster* dont j'ai étudié le rein.

Calculs. — Parmi les huit reins de *Caularchus* que j'ai examinés sept contenaient des calculs pronéphrétiques. Ces calculs se rencontrent dans l'une ou l'autre des trois anses qui constituent le peloton pronéphrétique ou même dans ces trois anses à la fois. Ils sont souvent en quantité telle qu'ils amènent une dilatation assez considérable des tubes constituant ces anses. La présence de ces calculs m'a beaucoup facilité l'étude des circonvolutions, d'ailleurs très simples, que décrit le tube pronéphrétique.

Les calculs du pronéphros sont transparents. Tantôt ils sont petits, très nombreux et constituent une masse sableuse emplissant plus ou moins complètement le canal qui les contient, tantôt ils acquièrent un énorme volume et dans certains cas oblitèrent presque complètement la lumière du canal pronéphrétique. J'ai observé de ces calculs qui mesuraient jusqu'à $0^{mm},80$ de diamètre.

J'ai aussi constaté la présence de calculs dans les tubes pelotonnés du mésonéphros. Ces calculs présentent le même aspect que ceux du pronéphros mais leur volume est proportionné à la dimension moins grande de la lumière de ces canaux. Ils sont moins fréquents que ceux du pronéphros et m'ont été aussi d'un très grand secours pour l'étude de la répartition des pelotons dans le mésonéphros.

Calculs rénaux du *Lepadogaster Candollii*. — Le rein du *Caularchus* n'est pas le seul dans lequel j'ai rencontré des calculs. J'ai découvert, il y a déjà longtemps, l'existence de corps de cette nature dans le rein du *Lepadogaster Candollii*. Ces calculs diffèrent en plusieurs points de ceux du *Caularchus*. Au lieu d'être transparents comme ceux-ci, ils sont opaques et, avec la lumière réfléchie, leur couleur est généralement le rouge brique. Cependant cette couleur est variable et elle peut être différente dans les diverses

régions d'un même calcul. Ainsi j'ai rencontré des calculs très mamelonnés mesurant jusqu'à 0mm,90 sur 0mm,55 et présentant des régions de teinte jaune pâle, rouge brique ou brun foncé avec tous les intermédiaires.

La localisation des calculs du *L. Candollii* est bien différente de celle des calculs du *Cantarchus*. Nous venons de voir que, chez ce dernier, ils se rencontrent toujours dans les tubes pelotonnés, soit du pronéphros soit du mésonéphros. Au contraire ceux du *L. Candollii* se développent uniquement dans les canalicules arborescents mésonéphrétiques non pelotonnés, privés de glomérules et greffés sur les canaux segmentaires [1]. Dans certains individus ces calculs sont tellement abondants qu'ils comblent complètement la lumière de ces canalicules. Cette circonstance m'a même fourni un moyen de contrôler les résultats fournis par les injections poussées dans le but de faciliter l'étude du système canaliculaire.

Enfin il faut encore mentionner que ces calculs se rencontrent aussi dans la lumière des canaux segmentaires eux-mêmes. C'est même là que j'ai rencontré les plus volumineux d'entre eux mesurant, comme il a été dit plus haut, jusqu'à 0mm,9 de longueur.

II

NOTES BIOLOGIQUES SUR *ACERA BULLATA* MÜLL. [2]

par R. Legendre

J'ai eu l'occasion, pendant ces vacances dernières, d'observer et de recueillir un grand nombre d'*Acera bullata* et j'ai pu faire quelques observations nouvelles sur la biologie de cet animal.

Peu de travaux ont été publiés sur les mœurs de l'Acère. Seuls, Meyer et Möbius, dans leur « Fauna der Kieler Bücht » ont décrit sa nage et sa ponte, et Guiart a vérifié leurs observations sur la nage.

Je n'ai rien à ajouter à la description très précise que Meyer et Möbius donnent de la forme extérieure de cet animal, si ce n'est

[1] Le rein du *L. Candollii* ne renferme pas de pelotons mésonéphrétiques mais seulement un peloton pronéphrétique dans lequel je n'ai jamais rencontré de calculs.

[2] Travail du Laboratoire d'Embryogénie comparée du Collège de France.

que, sur aucun exemplaire, je n'ai vu le flagellum postérieur que beaucoup d'auteurs ont observé et que Guiart considère comme un lobe palléal. De plus, tous les animaux que j'ai rencontrés n'avaient pas la couleur rouge viande dont parlent Meyer et Möbius : leurs téguments étaient d'une couleur variant du gris brun au violet foncé.

Habitat. — L'*Acera bullata* a été rencontré sur toutes les côtes de l'Océan et de la Méditerranée, mais à des profondeurs très diverses, tantôt sur des algues en profondeur (Cailliaud), tantôt de 2 à 20 pieds (Jeffreys), tantôt sur des fonds de sable à 10-15 mètres au-dessous de la surface (Martin, cité par Vayssière).

Meyer et Möbius les recueillirent dans le golfe de Kiel, sur un fond vaseux couvert d'algues en putréfaction dont l'Acère fait sa nourriture [1].

Guiart les a également trouvés dans les vasières de la rivière de la Penzé, près de Roscoff, au milieu des zoostères en décomposition.

Les individus que j'ai observés pendant les mois d'août et septembre étaient au nombre de plusieurs centaines dans un des bacs du vivier de Concarneau. Je n'en ai jamais vu aucun autre à la côte pendant tout ce temps, bien qu'ayant visité à marée basse les rochers qui entourent le laboratoire. Tous étaient dans le bac situé le plus au sud et se trouvaient groupés dans l'angle sud de ce bac.

J'ai essayé de déterminer par expérience si c'était par crainte de la lumière qu'ils s'étaient ainsi placés, sans arriver à le savoir nettement.

Les *Acera* vivaient dans la partie inférieure de la zone de balancement des marées, sur un fond de vase molle noirâtre ou sur des algues vertes (*Ulva*, *Fucus*, etc.) à demi enfouies dans cette vase. Dans certains creux de rochers très sombres, la récolte fut toujours abondante. Dans la même zone, aux parois de ces rochers, étaient pendus des cordons d'œufs dont je parlerai tout à l'heure.

Locomotion. — Le plus souvent, les animaux que je trouvais à marée basse, étaient immobiles, rétractés en boule, comme l'ont figuré Meyer et Möbius et Guiart, car ils étaient émergés. Mais dans l'eau, ils rampaient lentement sur le fond, les parapodies relevées

[1] Meyer et Möbius les ont vus aussi manger de la viande. Dans un cristallisoir où se trouvaient uniquement des Acères à jeun, j'ai vu parfois le matin des coquilles vides provenant vraisemblablement d'animaux dévorés par leurs voisins.

sur la coquille, la gauche recouvrant la droite. Au moindre attouchement, l'animal se met en boule et reste quelques instants immobile avant de reprendre sa forme étalée [1].

J'ai observé chez *Acera*, trois modes de locomotion.

Le plus habituel est la reptation sur le fond, qui a déjà été décrite par Meyer et Möbius.

Parfois, l'Acère présente des mouvements de nage très curieux. Meyer et Möbius les ont décrits très exactement et les comparent à un vol dans l'eau. Guiart traduit la description de ces auteurs et ajoute : « Ils prennent leur envolée vers la surface de l'eau. Ils descendent, remontent, vont de droite à gauche, frappant joyeusement l'eau de leurs ailes flexibles qui ondulent à la façon de la tunique d'une Loïe Fuller en miniature. Vous resterez émerveillé à la vue de cette danse serpentine d'un nouveau genre. » Je ne décrirai pas à nouveau ce très intéressant mode de locomotion.

L'animal ne présente ces mouvements que lorsqu'il est excité. Meyer et Möbius disent qu'ils se produisent surtout à l'époque où les animaux se recherchent pour se reproduire. Guiart les a vus quand un rayon de soleil vient éclairer l'aquarium où sont les Acères. Je les ai vus aussi avant l'accouplement et chez des animaux que j'empoisonnais par le cyanure de potassium au moment de la période d'excitation [2].

Enfin, une seule fois, un animal, placé dans une solution de chloral, a pendant quelque temps rampé à la surface de l'eau, la sole ventrale en dessus, à la manière des Aplysies (Fischer) et des Lymnées.

Accouplement. — L'époque de la reproduction doit être très longue. Meyer et Möbius ont observé un œuf dans un aquarium en janvier : dans le golfe de Kiel, ils virent d'abondantes pontes en mai-juin. Au mois d'août, quand je commençai mes observations, il y en avait déjà de nombreuses. J'en vis fréquemment pendant les

[1] Cuvier, puis Fischer, ont signalé chez les Aplysies, la secrétion d'un mucus coloré par l'animal irrité. J'ai pu observer le même phénomène chez les Acères. Lorsque l'animal est tourmenté, il secrète un mucus blanchâtre ; s'il est blessé, il sort de sa lésion un mucus violet. D'ailleurs, les Acères doivent servir de nourriture à peu d'animaux : mis dans un cristallisoir avec des crabes, ils n'ont jamais été attaqués ; jetés dans un bac où se trouvaient des turbots, ceux-ci les happaient mais les recrachaient aussitôt.

[2] Ce mouvement de nage rapide pourrait peut-être expliquer la présence d'*Acera* dans un seul bac ? Une troupe de ces animaux serait venue pondre à la côte depuis les fonds de 5-20 mètres où on les a observés ? Mais on ne peut ainsi expliquer l'observation de Guiart qui les a trouvés à plusieurs reprises au même point, dans le ruisseau de Carantec.

mois d'août et septembre. Pendant ces mois-là également eurent lieu de nombreux accouplements.

Meyer et Möbius ont décrit l'accouplement d'une manière très imparfaite : « Au temps de la ponte, disent-ils, nous avons vu un animal pénétrer avec sa tête et une petite partie de la région antérieure de son corps sous la lèvre droite du pied d'un autre. Tous deux étaient immobiles. S'accouplaient-ils ainsi ? »

J'ai pu suivre les détails de l'accouplement sur des individus placés dans des cristallisoirs.

Fig. 1

Fig. 1. — *Acera bullata* avant l'accouplement.

On sait que l'*Acera bullata* est hermaphrodite et que son pénis est assez éloigné de sa vulve. Le pénis cylindrique se trouve situé à droite, au-dessous et en arrière de l'œil[1] : l'orifice vulvaire s'ouvre plus en arrière, vers le milieu de la parapodie droite.

Avant l'accouplement, on voit l'animal qui, normalement, a sa parapodie gauche recouvrant la droite, ramper sur le fond, sa parapodie droite écartée du corps (fig. 1). Bientôt, il s'arrête et un ou plusieurs autres individus s'approchent. Ils viennent se placer la tête en avant, à droite et en arrière de celui qui servira de femelle. Si plusieurs arrivent en même temps, ils se pressent et

[1] Il est exserti sur des animaux morts par intoxication due aux brins de tabac.

cherchent à s'écarter mutuellement, l'animal servant de femelle restant passif. Quand l'un deux a pénétré dans le repli droit du pied, il tourne sa tête à droite de manière à placer son pénis en face de la vulve de l'autre où bientôt il pénètre. L'individu servant de mâle a alors sa région antérieure recouverte par le lobe droit du pied de l'autre (fig. 2). Cet accouplement rappelle celui des Aplysies et des Philines. Il dure cependant moins longtemps que chez l'Aplysie où Fischer a vu des animaux accolés pendant plusieurs heures. Chez l'*Acera*, il dure 15 à 25 minutes. A la fin, l'individu servant de femelle se met à ramper et s'éloigne ainsi du mâle.

On peut voir s'accoupler des individus de tailles très différentes.

Ces accouplements, observés à maintes reprises, avaient lieu le plus souvent le matin entre dix heures et midi. Les animaux

Fig. 2

Fig. 2. — Deux individus accouplés.

accouplés se trouvaient le plus souvent dans la région du cristallisoir la moins éclairée et au point où la profondeur de l'eau était la plus faible.

Souvent, vers la fin d'un accouplement, un nouvel individu venait se placer en chaîne à la suite de celui qui servait de mâle et pénétrait sous le lobe droit de son pied. Quand le premier s'éloignait, le deuxième qui venait de servir de mâle servait de femelle au troisième (fig. 3). Une seule fois, j'ai vu une chaîne de quatre individus (fig. 4). Chez l'Aplysie, Fischer a vu également des chaînes de trois, quatre, cinq et même six individus.

J'ai isolé des individus ou des couples aussitôt après l'accouplement.

Un individu, isolé le 26 août, aussitôt après l'accouplement, pond le 5 septembre un cordon d'œufs, soit dix jours après.

Deux individus isolés le 26 août après accouplement, s'accouplent de nouveau le 28, le mâle du premier accouplement servant

de femelle et inversement. Le 6 septembre au matin, je trouve un cordon d'œufs dans leur cristallisoir; le 8, j'en trouve un autre; le 12, ils s'accouplent de nouveau.

Dans un autre cristallisoir où sont placés trente-huit individus, le 26 août ont lieu de nombreuses copulations; celles-ci deviennent plus rares les jours suivants. Le 4 septembre après midi, ont lieu deux pontes: le 6 a lieu une nouvelle ponte; le 7, elles sont très nombreuses. Depuis le 4, ont lieu de nouveaux accouplements.

Fig. 3

Fig. 3. — Fin de l'accouplement de deux individus.
Un troisième pénètre sous la parapodie du deuxième tandis que le premier s'éloigne.

Fig. 4

Fig. 4. — Chaîne de quatre individus accouplés.

De ces faits, il semble résulter: 1° qu'un même individu s'accouple plusieurs fois successivement; 2° que dans certains cas, le mâle d'un premier accouplement pouvant servir de femelle dans un deuxième, à la femelle du premier, il y a là une sorte de fécondation croisée alternante; 3° que la ponte a lieu environ onze jours après la fécondation.

Ponte. — Dans le bac du vivier où j'ai trouvé les *Acera bullata*, on voyait en grand nombre de longs cordons blanchâtres accrochés aux pierres et aux algues, dans la région même où vivaient les Acères. Vus au microscope, ils montraient dans leur intérieur de petites larves plus ou moins avancées dans leur développement.

Je pus vérifier que ces pontes étaient bien celles de l'*Acera*, en les comparant à celles des animaux placés dans des cristallisoirs.

J'ai dit que la ponte a lieu vers le onzième jour après l'accouplement. Je dois ajouter que les animaux en observation étaient dans de l'eau à une température de 15-18°. Les animaux placés dans les cristallisoirs pondirent sur le fond ou sur la paroi verticale, toujours près de la surface de l'eau. Pendant la ponte, l'*Acera* est presque immobile. On voit sortir en arrière, au fond du sillon situé entre sa parapodie droite et sa coquille un cordon blanchâtre presque transparent dont l'animal a fixé l'extrémité sur la paroi du vase. L'animal avance lentement tandis que s'allonge derrière lui ce cordon qui bientôt se tord de diverses manières.

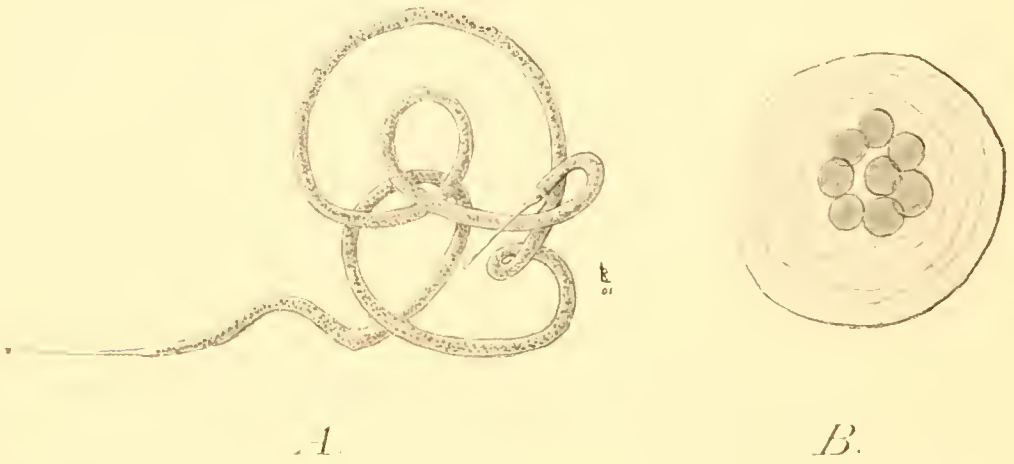


Fig. 5

Fig. 5. — *A*, Un cordon d'œufs d'*A. ballata*. *B*, Coupe transversale de ce cordon (grossie).

La ponte terminée, le cordon d'œufs, d'environ un décimètre de long sur deux millimètres de section, présente l'aspect suivant : ses deux extrémités, généralement fixées à la paroi, sont effilées, transparentes, et ne contiennent aucun œuf. La partie intermédiaire est cylindrique, transparente et comme tachetée de points blancs par les nombreux œufs qu'elle renferme. Elle est presque toujours enroulée de manières très diverses, présentant de nombreuses spires de longueur variable (fig. 5 *A*). Meyer et Möbius en donnent une description et une figure incomplète. Ils ont compté les œufs que contient un cordon et en ont trouvé 1,050. Je suis arrivé à peu près au même nombre. Cette ponte est donc moins longue et contient moins d'œufs que celle de l'Aplysie, chez qui Fischer a vu un cordon de 18 mètres contenant 108.000 œufs.

Le cordon, vu en coupe transversale (fig. 5 *B*), montre une enveloppe gélatineuse transparente à couches concentriques, entourant les œufs.

Au moment de la ponte, les œufs ne sont pas encore segmentés. Ils se développent peu à peu, tous ceux d'un même cordon passant en même temps par les mêmes stades. Au bout d'un certain temps, on voit dans le cordon, des larves véligères ayant déjà une coquille bien formée, qui tournent sur elles-mêmes dans la cavité qui les renferme. Elles sortent finalement du cordon qui se désagrège et commencent leur vie libre. Je n'ai pu déterminer le temps qui s'écoule entre la ponte et la sortie des embryons, n'ayant observé la dissociation du cordon que sur des exemplaires recueillis dans le bac. Les larves à leur sortie du cordon sont très actives.

Le milieu particulier où j'ai recueilli les *Acera*, la courte durée de mes observations ne me permettent pas de me prononcer sur la longueur de la vie de ces Tectibranches. Meyer et Möbius disent qu'ils ont rencontré les plus gros exemplaires en hiver et au printemps. « En juillet, disent-ils, nous pêchâmes en grand nombre de petits exemplaires de 3-5 millimètres de long et beaucoup de coquilles vides grosses et moyennes. » Guiart a recueilli les plus gros exemplaires en juillet. Comme on l'a vu plus haut, j'ai rencontré un grand nombre d'*Acera* adultes en août et septembre. Le 17 octobre, j'ai encore reçu de Concarneau une quarantaine d'individus de 4-5 centimètres de long.

Il semble, d'après ces faits, que la période de maturité sexuelle est très longue, que chaque animal s'accouple et pond plusieurs fois. Quant à la durée de la vie d'un individu, il m'est impossible de me prononcer sur ce sujet.

Qu'il me soit permis, en terminant, de remercier M. Fabre-Domergue pour la bienveillance avec laquelle il a mis le Laboratoire de Concarneau à ma disposition, et M. Fischer qui a bien voulu vérifier la détermination spécifique des animaux étudiés.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1788. Müller (O.-F.). Zoologiæ Danicæ prodromus.
1817. Cuvier (G.). Mémoire sur les Acères ou Mollusques sans tentacules apparents.
1865. Meyer et Möbius. Fauna der Kieler Bucht, vol. I. Opisthobranches.
1869. Jeffreys. Bristish Conchology, t. IV.

1870. Fischer (P.). Observations sur les Aplysies (*Ann. des Sc. nat.* 5e série, t. XIII).

1885. Vayssière. Recherches sur les Opisthobranches du Golfe de Marseille (*Ann. Musée d'Hist. nat. de Marseille*, t. I).

1901. Guiart (J.). Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches, et en particulier des Céphalaspides (*Mém. Soc. Zool. de France*, t. XIV).

III

LA NOMENCLATURE DES TYPES D'HISTOIRE NATURELLE

par Charles Schuchert et S.-S. Buckman

traduit par Louis Brasil[1].

Le travail fait par nous dans les musées pour le classement et pour l'établissement de catalogues de « types » et autres échantillons de collections, nous a montré que la nomenclature actuelle ne suffit pas encore pour distinguer d'une façon critique toutes les différentes catégories de ces objets. D'autre part, quelques uns des termes proposés dans ce but ont déjà été employés ailleurs : par exemple, *homotype* est usité en biologie; *monotype* est le nom d'une machine à imprimer; *autotype* désigne un procédé d'impression. Nous croyons donc devoir offrir le présent système de nomenclature et, en le faisant plus complet, nous avons l'espoir d'avoir fourni un schéma qui rendra un service réel dans l'étiquetage et l'enregistrement des types et du matériel qui s'y rapporte.

Les termes imprimés en capitales indiquent les additions et les modifications introduites par nous. On trouvera d'ailleurs une explication plus complète de tous les termes dans le « Catalogue of the type and figured specimens of Invertebrate Fossils in the U. S. National Museum », travail de Charles Schuchert en ce moment à l'impression. Le présent article donne simplement un synopsis des termes qui ont été jugés nécessaires pour la confection d'un semblable travail.

Nous ferons maintenant une autre remarque. Après les différents termes, nous avons placé en les encerclant les abbréviations dont nous proposons l'usage pour les petits échantillons auxquels il serait impossible ou imprudent de fixer une étiquette entière. Pour l'établissement de ces abbréviations, notre plan a été le suivant : pour les types de la première classe, deux lettres majuscules; pour ceux de la seconde, une lettre majuscule et une lettre minuscule; pour les échantillons typiques, deux lettres minuscules.

[1] Cette traduction est faite et publiée à la demande même des auteurs. L.B.

Dans les définitions qui suivent, l'expression « description » indique qu'il s'agit d'une description faite soit par mots, soit par une figure, soit par les deux procédés à la fois. Par souci de l'exactitude, nous proposons d'appeler PROTOLOGUE la description originale par mots (description-type), PROTOGRAPHE la description originale par figure (figure-type). Il est évidemment plus facile d'identifier les types actuels d'après le protographe que d'après le protologue.

— Types primaires : PROTÉROTYPES. Matériel sur lequel sont basées les descriptions originales des espèces.

Holotype (H.T.). Le seul échantillon possédé à l'époque par l'auteur de l'espèce ; l'échantillon définitivement et exclusivement choisi ou indiqué comme type par l'auteur de l'espèce ; l'échantillon qui a seul servi pour l'établissement d'un protographe donné ou cité.

Cotype (plus proprement *Syntype*) (S.T.). Un échantillon de la série originale quand il n'y a pas d'holotype.

Paratype (P.T.). Un échantillon de la série originale, quand il y a un holotype.

LECTOTYPE (L.T.). Un syntype choisi ultérieurement à la description originale pour prendre la place que dans d'autres cas un holotype occupe (λεκτός, choisi).

— Types supplémentaires : APOTYPES (à la place de *Hypotypes* déjà en usage). Matériel sur lequel sont basées des descriptions supplémentaires d'espèces.

HÉAUTOTYPE (à la place de *Autotype* déjà en usage) (H.t.). Un échantillon identifié à une espèce déjà decrite et nommée, choisi de plus par l'auteur de l'espèce lui-même pour servir de base à une description supplémentaire, un tel échantillon n'étant pas un des protérotypes.

Plésiotype (P.t.). Un échantillon identifié à une espèce déjà décrite et nommée, mais non par l'auteur de l'espèce lui-même.

Néotype (N.t.). Un échantillon identifié à une espèce déjà décrite et nommée, choisi de plus pour être le nouvel étalon dans le cas où les protérotypes seraient perdus, détruits ou trop imparfaits pour la détermination ; un tel échantillon venant de la même localité et du même horizon que l'holotype ou le lectotype de l'espèce originale.

— Echantillons typiques . ICOTYPES (εἰκός[1], qui est comme). Matériel n'ayant pas été employé pour la littérature, mais qui sert de moyen d'identification.

[1] εἰκός, gen. εἰκότος, εικο pour εικοτο. Icotypes pour raison d'euphonie.

Topotype (t.t.). Un échantillon d'une espèce nommée, de la même localité que l'holotype ou le lectotype, en paléontologie de la même localité et du même horizon.

Métatype (m.t.). Un topotype identifié par l'auteur de l'espèce lui-même.

Idiotype (i.t.). Un échantillon identifié par l'auteur de l'espèce lui-même, mais non un topotype.

Homeotype (à la place de *Homotype* préoccupé) (h.t.). Un échantillon identifié par un spécialiste, après comparaison avec l'holotype ou le lectotype (ὅμοιος, ressemblant).

Chirotype (x.t.). Un échantillon sur lequel un chironyme est basé (Chironyme, nom manuscrit, Coues 1884).

En addition à ce qui précède, nous devons encore considérer l'emploi de l'expression « type » par rapport à l'établissement des genres, — une espèce donnée est le type d'un genre. La classification de tels types sera la suivante :

Types de genres : *Génotypes*.

Génoholotype. L'espèce seule pour laquelle un genre est établi ; d'une série d'espèces pour lesquelles un genre est établi, l'espèce seule désignée par l'auteur comme étant le « type ».

Génosyntype. L'une des espèces d'une série ayant donné lieu à l'établissement d'un genre, aucune de ces espèces n'étant le génoholotype.

Génolectotype. L'espèce seule choisie après coup parmi les génosyntypes pour devenir le « type ».

Paru le 15 Novembre 1905.

Les directeurs :

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Eug. Morieu, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail. Paris (6e) Téléphone 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Chargé de Cours à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

4e Série T. IV. NOTES ET REVUE 1906. N° 2.

IV

ELEUTHEROSCHIZON DUBOSCQI, SPOROZOAIRE NOUVEAU PARASITE DE *SCOLOPLOS ARMIGER* O. F. MÜLLER

par Louis Brasil

Préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Caen

Le Sporozoaire qui fait l'objet de cette note a été rencontré à Luc-sur-Mer chez des *Scoloplos armiger* O. F. Müller, recueillis à la grève devant le Laboratoire[1]. *Eleutheroschizon Duboscqi* sera son nom.

C'est un parasite intestinal qu'on trouve fixé sur l'épithélium ou libre dans la cavité digestive. Les individus fixés sont beaucoup plus nombreux que les individus libres. Tous sont particulièrement abondants, chez les Annélides infectées, vers la fin du premier tiers de l'intestin.

[1] Caullery et Mesnil ont découvert et signalé chez *Scoloplos armiger* un nombre remarquable de parasites différents. Je les ai en majeure partie retrouvés, en particulier le curieux *Siedleckia nematoïdes*, d'ailleurs le plus fréquent de tous. Outre *Eleutheroschizon*, j'ajouterai encore un infusoire voisin de *Licnophora* rencontré en septembre d'une façon constante fixé sur les pieds de l'Annélide.

Considérons un individu fixé, un de ceux que leur taille plus grande, 30 μ au maximum, désigne comme étant adultes. Il se présente sous l'apparence d'une sorte de dôme, de cloche, reposant par sa base dans une cavité creusée dans l'épithélium intestinal de l'hôte (fig. I). Au centre de la convexité opposée à la base fait saillie une pointe effilée, quelquefois recourbée en crochet, terminée aussi quelquefois, mais fort exceptionnellement, par une toute petite sphère hyaline. Cette pointe qui s'unit au dôme par l'intermédiaire d'un disque à contour le plus souvent circulaire, parfois cependant régulièrement denticulé (fig. IV *f*, fig. V *b*) se fait remarquer par son intense affinité pour la laque ferrique. Avec la méthode de Heidenhain, elle est la dernière à se décolorer sous l'influence de l'alun de fer, elle ne le fait que bien après le matériel chromatique du ou des noyaux.

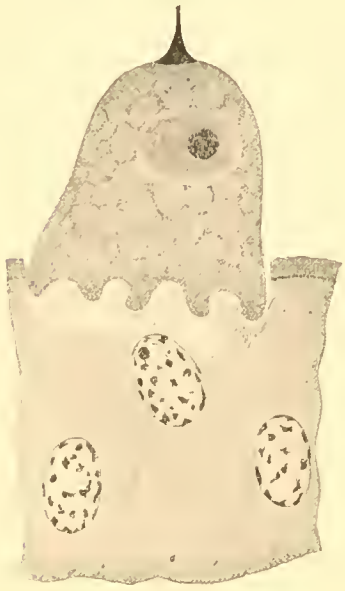


Fig. I

Fig. I. — *Eleutheroschizon Duboscqi* fixé sur l'épithélium intestinal de *Scoloplos armiger* O. F. Müll. Grosse forme uninucléée. Bouin. Hématoxyline de Heidenhain. × 1000.

La base est constituée par une sorte de ventouse entourée d'une double couronne de lobules arrondis qui pénètrent dans l'épithélium (fig. II). Pour un même parasite tous les lobules basaux sont sensiblement de même forme et de mêmes dimensions.

A son maximum de taille, *Eleutheroschizon* s'étend en général sur plusieurs cellules. La garniture pariétale de ces dernières est alors détruite et le cytoplasme lui-même attaqué sur une certaine hauteur[1].

Libre (fig. III), *Eleutheroschizon* prend une forme ovoïde, la pointe s'invagine, la couronne lobulée basale se sépare nettement du reste du corps par un rétrécissement circulaire régulier. *Eleutheroschizon* m'a paru dénué de toute mobilité.

[1] Là ne se borne pas l'action du parasite sur les tissus de l'hôte. Le noyau de l'une des cellules sous-jacentes, de celle sur laquelle s'est fixé à l'origine le jeune Sporozoaire, a quitté l'alignement de ses congénères pour monter jusqu'au bord même du cytoplasme (fig. I). Cette attraction du noyau par le parasite se présente dans le cas présent comme un fait constant.

La structure cytologique variant d'un individu à l'autre ne peut être décrite que parallèlement à l'évolution de l'être. Je dois d'ailleurs dire dès maintenant que de cette évolution, je ne connais presque exclusivement qu'une seule partie représentant un cycle schizogonique.

Les mérozoïtes (fig. IV *a*, fig. V *f*) sont de petits corpuscules claviformes assez élancés mesurant environ 2 μ 5. Le noyau se trouve dans le voisinage immédiat de l'extrémité effilée ; son exiguité ne permet pas de discerner autre chose qu'une petite masse chromatique un peu allongée.

Fig. II

Fig. II. — *Eleutheroschizon Duboscqi*. La double couronne de lobules basaux. Bouin. Hématoxyline de Heidenhain × 1000.

Les mérozoïtes se glissent pointe en avant entre les cils et les bâtonnets de la brosse épithéliale, puis pénètrent de la moitié environ de leur longueur dans les cellules intestinales (fig. IV *a*). Jamais ils ne pénètrent complètement. Sans augmenter de longueur, diminuant plutôt, le mérozoïte se renfle d'abord au point de devenir presque sphérique, le noyau dont on ne distingue guère que le karyosome qui est aplati, demeure excentrique et dans la région intracellulaire (fig. IV *b* et *c*). Peu à peu le petit parasite grossit, il fait de plus en plus saillie au-dessus de la brosse, le noyau conservant toujours la même position. Le volume augmentant encore, vers 6 à 8 μ, sous la pression du plateau cellulaire plus résistant que le cytoplasme, il prend la forme d'une massive haltère dont une moitié contenant le noyau est plongée dans la cellule-support et dont l'autre est en dehors ; le noyau est constitué par une grosse vésicule ovoïde contenant un volumineux karyosome aplati appliqué contre la paroi nucléaire du côté opposé à la cavité intestinale (fig. IV *d*). Vers 10 μ, sans grand changement général de forme, la pointe apicale apparaît. Le noyau s'élève alors et passe

Fig. III

Fig. III. — *Eleutheroschizon Duboscqi*, d'après un individu vivant et libre. × 1500.

lentement dans la région libre du parasite, tandis que la région intraépithéliale se découpe en lobes d'abord peu nombreux et mal définis (fig. IV *e*).

A partir de ce moment, *Eleutheroschizon* peut évoluer suivant deux voies différentes. Ou bien il va continuer simplement à grandir et demeurer uninucléé, ou bien il va subir des modifications plus profondes aboutissant à la formation de nombreux mérozoïtes.

De toutes façons, le parasite continue d'abord à s'accroître, surtout en longueur, jusqu'à atteindre dans ce sens les dimensions

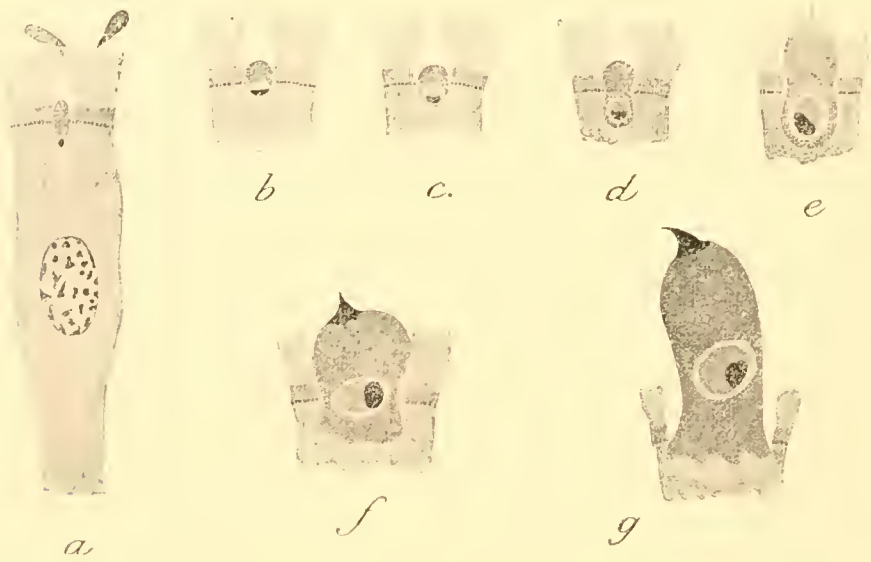


Fig. IV

FIG. IV. — *Eleutheroschizon Duboscqi*. Le mérozoïte et ses transformations successives. Bouin. Hématoxyline de Heidenhain. × 1500.

définitives. En même temps qu'il grandit, il s'élève dans la cellule-support, laissant derrière lui un espace vide de cytoplasme. Arrivé à sa hauteur définitive, *Eleutheroschizon* qui ne plonge plus dans l'épithélium intestinal que par sa double couronne de lobules basaux, s'accroît alors en largeur pour s'étendre sur un petit groupe de cellules contiguës.

Si le petit parasite de 10 μ doit donner un individu uninucléé, il s'accroît comme je viens de le dire sans changements profonds dans sa structure. Il peut atteindre ainsi une taille maximum d'environ 30 μ. Le cytoplasme, limité par une membrane bien visible, est alors constitué par un large réseau dont les mailles circonscrivant de grosses sphérules hyalines sont bourrées de petits grains sidé-

rophiles. Le noyau situé dans la moitié supérieure du corps a la forme d'un gros ovoïde à grand axe transversal. Il contient, dans son milieu cette fois, un gros karyosome sphérique (fig. I). Le reste du noyau ne montre aucune structure figurée, quelquefois cependant on y rencontre un, deux ou trois autres karyosomes, mais ils sont alors de dimensions beaucoup plus faibles.

Lorsque le parasite doit donner lieu à la formation d'un schizonte, rien n'est changé à la forme extérieure. L'évolution nucléaire et cytoplasmique est seule différente. Le noyau se divise

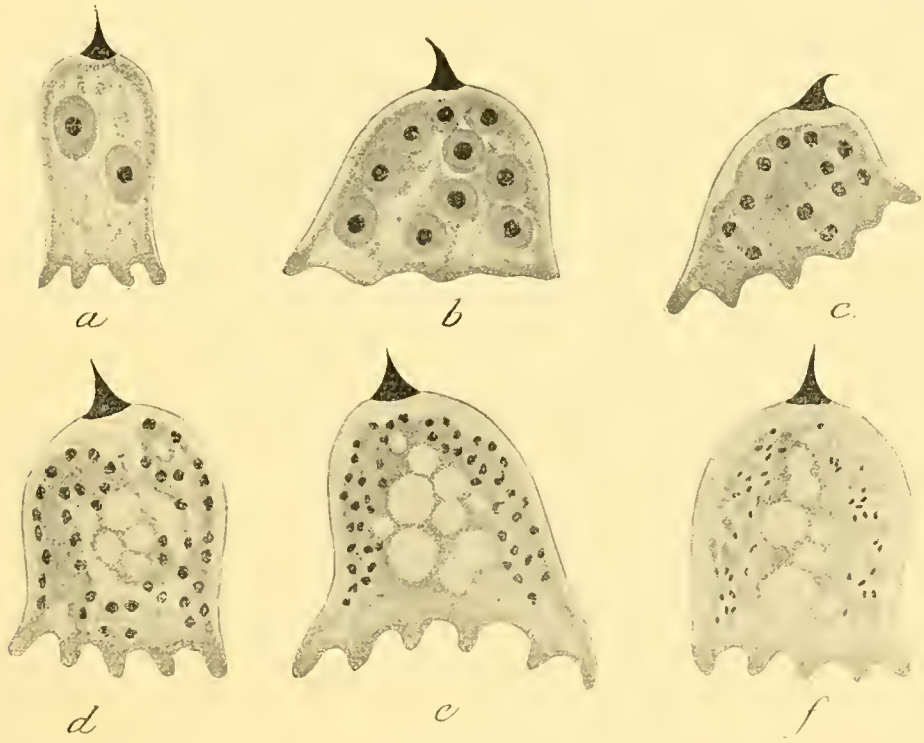


Fig. V

Fig. V. — *Eleutheroschizon Duboscqi*. Schizogonie. Bouin. Hématoxyline de Heidenhain × 1000.

d'abord en deux, cela lorsque notre Sporozoaire atteint une longueur de 15 à 20 μ, puis à mesure que ce dernier grandit le nombre des noyaux augmente en même temps qu'ils diminuent de volume. Les divisions sont successives, elles semblent se faire par mitoses (fig. V *c*), en tous cas elles n'ont rien de comparable à ce qu'on voit chez les Coccidies. Les noyaux qui semblent d'abord situés sur les bords de bandes cytoplasmiques onduleuses (fig. V *d*) gagnent la périphérie du dôme, deviennent extrêmement nombreux et par cela même extrêmement petits. Une faible masse de cytoplasme

s'adjoint à chacun d'eux pour former autant de petits mérozoïtes tous rangés sans ordre autour d'un résidu cytoplasmique troué de vastes vacuoles sphériques (fig. V *f*). Les petits mérozoïtes en liberté se meuvent quelque temps dans la cavité digestive pour se piquer bientôt sur l'épithélium.

Tel est le cycle schizogonique. De la multiplication par fécondation je ne sais rien, je présume seulement que les grosses formes uninucléées doivent y prendre part.

Eleutheroschizon Duboscqi est un parasite relativement rare à Luc. Aux mois d'août et de septembre, je le trouve en général une fois sur vingt. Par contre, les *Scoloplos* infectés contiennent un nombre prodigieux d'individus, résultat d'une longue série de multiplications schizogoniques successives. Il m'est arrivé fréquemment de pouvoir compter près de cent parasites dans une coupe transversale d'intestin épaisse de 10 μ.

Où doit-on classer *Eleutheroschizon* ? Les lacunes que présente encore la connaissance de son évolution ne me permettent pas de lui assigner dès maintenant avec quelque certitude une place définitive parmi les Sporozoaires. Provisoirement, je le rapprocherai des Schizogrégarines. C'est en effet avec ce groupe qu'il paraît présenter le plus de caractères communs : schizogonie extracellulaire, croissance extracellulaire des mérozoïtes, augmentation parallèle du nombre des noyaux et des dimensions du schizonte (*Schizocystis*). Ces mêmes caractères éloignent d'ailleurs *Eleutheroschizon* des Coccidies et de ces Grégarines (*Gonospora*, *Selenidium*) chez lesquelles Caullery et Mesnil ont signalé la présence d'une multiplication schizogonique intraépithéliale.

Il y aurait peut-être lieu aussi de comparer *Eleutheroschizon* avec *Schaudinella* qui, spore exceptée, présente avec *Schizocystis*, à côté de caractères très différents, de si remarquables ressemblances. Mais toutes ces tentatives de rapprochement resteront forcément un peu vaines tant qu'on ignorera la reproduction conjugale d'*Eleutheroschizon*.

V

SUR LES VAISSEAUX SANGUINS DU *SIPUNCULUS NUDUS*

par Paolo Enriques

Docent d'Anatomie et de Physiologie comparée à l'Université de Bologne

M. Ladreyt a publié dans ces Archives (*Notes et Revue* (4) tome III, p. CCXV-CCXXII) une note « sur les tubes de Poli de *Sipunculus nudus* », dans laquelle il énonce des idées que je ne puis nullement partager ; je tiens tout particulièrement à discuter ces questions, puisque j'ai publié également, il y a déjà plus de deux ans, un travail [1] sur ce sujet, qui semble avoir été ignoré par Ladreyt, bien qu'il soit cité en plusieurs endroits dans le *Zoological Record*, et assez amplement résumé dans le *Zoologisches Jahresbericht*.

J'ai montré que la bande pigmentée du canal sanguin dorsal (ou tube de Poli) est constituée par un tissu ressemblant aux tissus adénoïdes des Vertébrés, pour ce qui concerne les éléments qui la composent ; dans cette bande se produit un pigment à l'intérieur des leucocytes, qui se réunissent ensuite, et forment ainsi des grands syncitiums remplis de granules rouges ou verdâtres. On saisi seulement d'une façon claire la destinée de ces éléments, quand on examine, outre la bande en question, plusieurs autres organes de l'animal, et particulièrement les tentacules. On voit un grand nombre de ces éléments pigmentés dans le connectif sous-épithélial, et entre les cellules de l'épithélium, qui s'écartent en maints endroits, pour faire place aux grands éléments pluricellulaires en question. Une très mince membranule reste seule séparant les corps pigmentés de l'eau de mer externe. Jamais ces corps ne sortent de l'épithélium pour être rejetés ; ils ne sont même pas un produit d'absorption — bien qu'ils se trouvent également, dans le canal digestif, dans les mêmes conditions que dans les tentacules — puisque on peut démontrer, comme nous l'avons fait, leur origine interne, dans la bande du vaisseau dorsal. On en trouve dans le ganglion nerveux et dans le cordon ventral. Leur rôle, je l'ai déjà dit, il y a deux ans, est, probablement, intimement lié à la respiration. Actuellement je suis même plus convaincu que jamais

[1] I corpi pigmentati del *Sipunculus nudus*. (*Archivio Zoologico*, Vol. I, 1903.)

de ce rôle, puisque MACK[1] qui a étudié l'histologie du cordon nerveux, est aussi incliné à admettre ce rôle pour les corps semblables qui se trouvent entre les éléments nerveux : et BAGLIONI[2] a montré tout récemment l'importance de l'oxygène dans la fonction des cellules nerveuses, même en étudiant le système nerveux du *Sipunculus*. Plusieurs faits montrent que cette fonction respiratoire n'est pas imaginaire, et je citerai le fait, décrit par BOUNHIOL que les tentacules des vers jouent un rôle dans la respiration. Selon cet auteur, l'importance de la peau est encore plus grande, à cet égard — et dans la peau également on trouve les corps en question. L'intestin, qui peut aussi jouer quelque rôle dans la respiration, en contient ; et puisque cet organe peut contenir de l'eau riche en oxygène, tout près de son extrémité antérieure, c'est aussi cette partie qui possède les corps pigmentés. Il est bien connu, d'un autre côté, que le *Sipunculus*, comme beaucoup d'autres vers, devient presque incolore, quand il est soumis à l'asphyxie. Le pigment que nous étudions actuellement peut donc présenter des modifications, selon les différentes conditions de l'aération.

En outre, j'ai étudié la structure d'un petit cylindre rouge qu'on trouve presque toujours dans le canal ventral, et que LADREYT aussi a eu occasion d'observer au cours de ses recherches. Ce cylindre semble être un grand réservoir de corps pigmentés, destiné peut-être à être épuisé lors de la disette d'oxygène. Le transport des corps pigmentés de la glande aux tentacules, s'effectue par la circulation du sang dans les vaisseaux, et en partie probablement par l'activité des amibocytes.

A la lumière de ces faits, qui concordent tous entre eux assez bien pour qu'on ne doive pas en douter, je vais examiner les résultats de LADREYT.

En premier lieu, il figure une section du tube (fig. 1) ventral à son extrémité postérieure, où il décrit des corps pigmentés, amibocytes, etc. : il a évidemment coupé le cylindre rouge en même temps que le tube. Le cylindre reste rapproché des parois du tube, quand on ne l'empêche pas au préalable, et il semble être tout à fait attaché à ces tissus; ce qui n'a d'ailleurs pas grande impor-

[1] Das Centralnervensystem von *Sipunculus nudus*. (*Arbeit. Zool. Inst. Wien*, 13 B., 1902.) Ce travail a paru lorsque le mien était sous presse.

[2] Uber des Sauerstoffbedürfniss des Zentralnervensystems bei Sectieren. (*Zeitsch. f. allg. Physiologie*, B. 5, 1905.)

tance. Mais je regrette beaucoup plus que LADREYT, ayant vu de l'acide urique contenu dans ces corps pigmentés, considère ces derniers « comme des amas d'acide urique ayant leur origine dans la métamorphose régressive des noyaux connectifs, hématiques et phagocytaires ». Il dit la même chose en d'autres mots, à propos des corps qu'il décrit dans la bande du canal dorsal. Je ne doute point du tout qu'il ait démontré l'existence de l'acide urique dans ces amas ; mais, peut-on dire que le rein, c'est de l'acide urique, puisque il contient de l'acide urique ou des urates ou de l'urée ? Et si l'on prend un morceau de rein et si l'on fait la réaction de la murexide etc., le résultat est très décisif, tout à fait comme s'il s'agissait des amas pigmentés. L'acide urique, qui est probablement excrété même dans ces amas du *Sipunculus*, n'a rien à faire avec le pigment, qui joue un rôle respiratoire ; et on en peut donner une preuve très nette et très simple : le corps qui donne la couleur à ces amas, se transforme et devient incolore, faute d'oxygène, pour reprendre sa couleur avec l'aération ; en est-il de même des urates ou de l'acide urique ? Cela posé, il résulte que la présence de l'acide urique dans les corps pigmentés ne signifie point du tout que les corps eux-mêmes soient *in toto* des substances d'excrétion. — Voyons quel serait, selon LADREYT, le mécanisme de cette fonction. Le cylindre rouge qu'on trouve en général dans le canal ventral, mais qui, dois-je ajouter, n'est pas seul dans le système vasculaire, puisque il y en a aussi dans le vaisseau annulaire periésophagien, et quelquefois dans les canaux des tentacules — le cylindre rouge, dit l'auteur, traverse la paroi du canal ventral, par une déchirure, et il est expulsé du cœlome par les néphridies. Or, jamais je n'ai vu de semblables déchirures, jamais non plus LADREYT n'en n'a vu, puisqu'il s'appuie sur une observation de CUÉNOT sur le Phascolosome. Je doute que cette observation soit citée bien à-propos. Et vraiment, ce serait une fonction bien extraordinaire celle qui rendrait nécessaire une déchirure d'un millimètre et quelquefois deux, dans un petit vaisseau sanguin ! Puis, le tout — que personne n'a jamais vu sous cette forme dans le cœlome — serait excrété par les néphridies ; au contraire, le pigment qui s'y trouve, a des caractères notablement différents, et il est contenu dans les cellules de l'organe, sans qu'on puisse observer des phénomènes de phagocytose amibocytique. Tous les faits sont contre ces idées.

Je vais donc reprendre les conclusions de LADREYT :

1° Fonction hématolytique de la partie postérieure du tube ventral : elle se base sur une erreur manifeste d'interprétation ; l'auteur a cru voir une masse pigmentée en cet endroit, tandis qu'il avait sous les yeux le cylindre rouge du lumen du canal ; dans ce cylindre même, on n'a pas d'hématolyse, mais simplement de l'accumulation de pigment au centre, avec transport des noyaux à la périphérie ; il est possible aussi que quelques noyaux des amibocytes qui ont déjà joué leur rôle périssent en cet endroit ; pour ce qui me concerne, je n'en suis pas très convaincu ; mais quand même, il y a beaucoup de différence entre cette conception et celle de Ladreyt ;

2° Fonction lymphogène de la partie antérieure du canal dorsal ; je l'ai déjà admise dans mon travail, dans lequel je suis arrivé jusqu'à nommer ce tissu adénoïde.

3° Fonction excrétrice de la partie postérieure de la glande. Cette fonction n'existe pas du tout, comme nous l'avons vu, étant donné que les corps pigmentés ont une signification respiratoire. Mais il a trouvé là de l'acide urique ; c'est naturel et tout simple : il y a là un métabolisme actif, et des produits d'excrétion se forment, comme partout. Est-ce que tous les organes de Sélaciens sont des organes d'excrétion ou des excrétats puisqu'ils contiennent tous beaucoup d'urée ?

En conclusion, Ladreyt affirme au commencement de son travail que les données sur les vaisseaux du *Sipunculus* sont très imparfaites, et que les auteurs qui l'ont précédé ne se sont nullement préoccupés du côté physiologique des questions ; dans mon travail, qu'il ne semble point connaître, j'ai étudié cet organe au point de vue physiologique, en cherchant à prendre en considération le plus de faits qu'il est possible, concernant les tissus et les organes : et c'est ainsi que l'évolution du pigment dans les amibocytes de la bande pigmentée du canal dorsal, a pu être comprise, avec la notion de la future destinée de ces corps. Je regrette beaucoup que Ladreyt n'ait point connu mon mémoire : et je regrette également le peu de diffusion des journaux et des travaux écrits en italien, dans le monde scientifique. C'est pour cette raison que je me suis décidé à faire ces critiques.

VI

INSTRUCTIONS POUR LA RÉCOLTE ET LA FIXATION EN MASSE DES ROTIFÈRES

par le Dr P. de Beauchamp

Il suffit de jeter un coup d'œil sur les publications zoologiques relatives aux résultats des expéditions scientifiques pour constater aussitôt que le groupe des Rotifères y brille par sa rareté, on pourrait presque dire, en France, par son absence. Cela tient, en ce qui concerne notre pays, au peu d'intérêt qu'on y a jusqu'ici accordé à ces animaux, mais surtout d'une façon générale à ce que les explorateurs, même quand ils se sont préoccupés de la récolte de la faune des eaux douces, rapportent rarement des matériaux utilisables à ce point de vue. Les Rotifères sont en effet très délicats et contractiles, et dans les pêches fixées en masse par l'alcool ou le formol deviennent en général tout à fait méconnaissables, sauf quelques formes loriquées qui peuvent être déterminées uniquement d'après la carapace. Encore la variabilité des épines de celle-ci a-t-elle conduit dans ce cas à une multiplication d'espèces tout à fait injustifiée dans les genres *Anuræa* et *Brachionus* principalement. Les méthodes qui conviennent pour les Crustacés ou les Planaires sont donc ici insuffisantes. Je n'ai pas besoin d'ailleurs de rappeler, y ayant déjà insisté, combien, sans parler des régions vierges, nous avons peu de documents sur les Rotifères de la France et de ses colonies.

On peut dire, il est vrai, que ces lacunes n'ont pas grande importance, l'uniformité presqu'absolue de la répartition de tous les Rotifères sur la surface du globe étant chose aujourd'hui bien démontrée[1]. Mais cela n'empêche pas qu'il n'y aie des formes rares et des formes confinées qu'on ne peut découvrir que par des investigations multipliées et qui sont souvent du plus grand intérêt morphologique : je n'en veux pour preuve que le fameux genre *Trochosphæra*, qui, bien qu'y ayant une vaste extension, paraît confiné dans les régions subtropicales. D'ailleurs cette uniformité même soulève une foule

[1] Voir à ce sujet : Hudson, *Journ. R. Microsc. Soc.*, 1891, p. 6 ; Thorpe, *ibid.*, 1896, p. 485 ; Jennings, *Bull. U. S. Comm. of Fish for* 1899, vol. XIX, p. 67.

de problèmes des plus intéressants relatifs aux moyens par lesquels elle s'établit et se maintient, et qui ne pourront être résolus que par la connaissance exacte de la faune développée en des points et dans des conditions très diverses. Un grand intérêt s'attache surtout à l'investigation : des lacs de très grande altitude, des îles isolées dans l'Océan, des régions peu explorées et non encore colonisées (l'homme étant certainement un des facteurs les plus actifs de cette dispersion) et des eaux saumâtres à différents degrés de salure.

Enfin on commence à comprendre en France l'importance des études limnologiques et hydrobiologiques pour lesquelles la Suisse, l'Allemagne et les Etats-Unis ont tant fait, et qui, indépendamment de leur intérêt spéculatif, ont des conséquences très utiles au point de vue de la pisciculture et de l'hygiène. Or, quiconque s'est occupé de l'étude du plancton des eaux douces sait que les Rotifères en constituent un élément souvent prédominant, toujours extrêmement important et qui lui fournit ses plus précieuses caractéristiques. On me permettra de n'en citer comme exemple que le travail récent de LAUTERBORN sur la faune du Rhin[1], où les listes de Rotifères à elles seules permettraient à un habitué de dire si l'eau dont ils provenaient était pure et courante, stagnante et encombrée de végétation, ou polluée et putréfiée. Jusqu'ici, la détermination des Rotifères ne pouvait en général se faire d'une façon sûre que sur des animaux vivants ou préparés isolément avec soin, choses qui demandent non seulement du temps et une installation dont on manque souvent en exploration ou en campagne limnologique, mais une compétence que peu de personnes ont le loisir d'acquérir.

Pour tous ces motifs, j'ai jugé utile de chercher un procédé qui, sans être aussi simple que la fixation d'un fond de filet dans l'alcool, put permettre à tout voyageur soigneux, à plus forte raison au naturaliste sédentaire, de préparer en masse des Rotifères de telle façon qu'ils fussent utilisables pour l'étude ultérieure, et je pense y être arrivé. Différents investigateurs ont je crois fait des essais en ce sens, mais aucune méthode donnant avec facilité des résultats à peu près sûrs n'a, à ma connaissance, été publiée. Le procédé partout employé aujourd'hui pour la préparation des Rotifères sous

[1] LAUTERBORN, *Arb. aus dem kais. Gesundheitsamte* (Berlin), t. XXII, n° 2.

le microscope est celui qui a été préconisé par Rousselet [1] et qui consiste essentiellement à anesthésier l'animal par une solution à base de cocaïne, le fixer à l'acide osmique et monter dans une solution étendue de formol. Je suis arrivé à l'appliquer d'une façon à peu près automatique sur les animaux pris en masse.

Les réactifs nécessaires pour cela sont les suivants :

1° Une solution anesthésique concentrée (au triple environ de la formule originale de Rousselet).

Chlorhydrate de cocaïne.....	1 gr.
Alcool méthylique pur.....	10 cmc
Eau distillée.....	10 cmc

2° Une solution d'acide osmique à 1 pour 100, dont on évitera soigneusement l'affaiblissement et la réduction.

Je vais en exposer l'usage avec les détails que l'expérience m'a suggérés et qui sont utiles à préciser pour l'opérateur, dussent-ils compliquer en apparence un mode opératoire en réalité très simple. Il faut distinguer, au point de vue de la récolte, sinon de la fixation, deux catégories de Rotifères : les formes purement pélagiques, qui nagent sans se fixer et constituent en pleine eau de véritables planctons, parfois fort denses, et les formes moins bonnes nageuses qui circulent dans la vase et surtout parmi les végétaux aquatiques pour y chercher leur nourriture, s'y déplaçant peu et se fixant fréquemment à l'aide de leur pied. Ces deux catégories sont d'ailleurs beaucoup moins distinctes que leurs correspondantes parmi les animaux marins, et beaucoup d'espèces leur sont communes. Nous en traiterons successivement.

Le plancton des petites collections d'eau, mares, abreuvoirs, fossés, etc., (*héléoplancton* de Zacharias) est essentiellement saisonnier, apparaît et disparaît en quelques jours. Les Rotifères y présentent généralement deux maxima, l'un au printemps, l'autre à l'automne : le mois de mai et à un moindre degré le mois d'octobre sont les plus favorables pour le récolter dans nos régions ; c'est également à ce moment qu'on rencontre les mâles. J'emploie pour leur capture un petit filet fin qui peut être mis dans la poche et emmanché au bout d'une canne. Il ne faut négliger d'explorer aucune eau stagnante, si restreinte et si impure qu'elle paraisse, de nombreux Rotifères s'accommodant fort bien de ces conditions

[1] Rousselet, *Journ. Quekett Microsc. Club*, 1895, s. II, v. 6, p. 5 et *Proc. IV Internat. Congr. Zoolog. Cambridge* 1898, p. 197.

et les mares riches en matière organique, jus de fumier par exemple, étant le lieu de prédilection de certaines espèces (*Hydatina senta*) surtout s'il s'y est développé des algues microscopiques. Le plancton des étangs, lacs et rivières se récolte bien entendu par les procédés employés sur mer, bien que les engins puissent être beaucoup réduits et simplifiés. D'ailleurs les Rotifères marins, qui se rencontrent parfois en grande abondance dans le plancton côtier, pourront être traités de la même façon.

La fixation du produit de la pêche peut sans inconvénient être différée de quelques heures, selon la commodité ; on s'assurera bien entendu à l'aide d'une forte loupe que les Rotifères y sont assez abondants pour justifier une anesthésie. Il y a avantage, les réactifs employés étant assez coûteux, à rassembler les animaux pour les traiter dans la plus petite quantité d'eau possible. Pour cela un procédé très supérieur à la filtration, car il débarrasse en même temps des détritus ramenés par le filet et qui gâtent les préparations, consiste tout simplement à laisser reposer une demi-heure ou une heure le flacon qui les contient soumis à un éclairage unilatéral ; rapidement tous les Rotifères se rassemblent en un nuage blanchâtre, bien visible à l'œil nu, du côté éclairé, en général près de la surface, et l'on remplit à ce niveau un tube de 2 à 10 cmc dans lequel se feront les opérations.

L'opération d'anesthésie consiste à ajouter dans ce tube par petites portions, et en mélangeant à chaque fois, la solution n° 1 : on voit les animaux en suspension dans le liquide se rassembler d'abord dans sa partie inférieure, puis tomber sur le fond en le laissant clair, signe que le mouvement de leurs cils est en grande partie paralysé. C'est à ce moment qu'il faut fixer, sans quoi pourraient survenir des altérations ; d'autre part avant anesthésie complète les animaux se contracteraient. Il est difficile de préciser exactement le temps et les doses nécessaires ; à titre d'indication, j'ai l'habitude d'ajouter à intervalles de cinq minutes environ deux à trois fois autant de gouttes du narcotique qu'il y a de centimètres cubes de liquide. Au bout de trois de ces opérations, soit un quart d'heure, l'anesthésie est en général effectuée. Il sera bon d'ailleurs, si on le peut, de s'exercer deux ou trois fois à cette technique à proximité d'un microscope pour acquérir le tour de main voulu. Les autres animaux, Entomostracés principalement, qui peuvent se trouver dans le liquide ne gênent en rien l'anesthésie car

ils éprouvent aussi les effets de la cocaïne et tombent au fond en même temps.

Pour la fixation on ajoute *une goutte par centimètre cube de contenu du tube* d'acide osmique à 1 p. 100 et on mélange rapidement ; je tiens à faire remarquer que, si faible que paraisse cette dose, elle représente (du moins quand la solution osmique n'est pas altérée), plutôt un maximum qui ne devra pas être dépassé, un des écueils de la méthode étant le noircissement exagéré des individus. On laisse reposer jusqu'à ce que les animaux se soient sédimentés complètement — dix minutes, un quart d'heure au plus —, on décante soigneusement et on remplit le tube d'eau. La même opération est répétée deux ou trois fois en quelques heures, à des intervalles qu'on peut espacer suivant la commodité, puis on remplit le tube de solution formolée (1 ou 2 p. 100 formol du commerce). Le plus pratique en voyage est de transvaser le sédiment, pour économiser de la place, dans un tube plus petit, à l'intérieur duquel on place une étiquette avec un numéro au crayon renvoyant à un carnet qui porte les indications nécessaires ; on le bouche après l'avoir rempli avec un tampon d'ouate et on le jette dans un bocal garni d'ouate imbibée de la solution formolée pour éviter le bris dans le transport.

Pour se procurer les formes non pélagiques, on récoltera dans les mares, étangs, fossés, des plantes aquatiques (non des plantes temporairement submergées), principalement des formes à feuilles très découpées (*Ranunculus aquatilis*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*), et flottantes (Nénuphars, etc.), des plantes de surface (*Lemna*, *Riccia*), des paquets de conferves. Le tout pourra être transporté dans un linge mouillé jusqu'au lieu où se fera l'opération. On remplit alors de ces végétaux un bocal ou un cristallisoir, un seau au besoin, avec la quantité d'eau juste nécessaire pour les couvrir, et on laisse reposer quelques heures, une journée si possible. Chassés par l'asphyxie qui ne tarde pas à se produire dans les parties profondes, tous les animaux montent à la surface et se rassemblent du côté de la lumière (éviter l'insolation directe qui ferait dégager de l'oxygène en quantité par les plantes). Il ne reste plus qu'à remplir le tube à anesthésie et à procéder comme précédemment. Pour ces formes moins transparentes et moins délicates que les pélagiques on a souvent avantage à abaisser, même de moitié, la dose d'acide osmique donnée plus haut.

Il existe malheureusement toute une catégorie d'espèces qui échappent à ces procédés de récolte et de fixation : ce sont les formes Rhizotides qui vivent fixées à demeure aux végétaux et ne peuvent s'en détacher. On pourra essayer de placer la branche sur laquelle on aura constaté leur présence à la loupe dans un flacon d'eau qu'on soumettra aux opérations indiquées ; mais le résultat est assez aléatoire. On ne négligera pas non plus de rapporter à l'état sec des sédiments des collections d'eaux explorées, vase, plantes desséchées, qui permettront d'obtenir par culture un certain nombre de formes réviviscentes [1].

En suivant ces indications on arrivera à obtenir et à conserver indéfiniment des fixations en masse où la très grande majorité des individus seront bien étalés et parfaitement propres à l'étude systématique et même anatomique. Pour les monter en préparation il suffit de prélever avec une pipette une partie du dépôt au fond du tube et de la déposer sur une lame, pourvue d'une cellule car le moindre écrasement des animaux est néfaste ; j'emploie d'habitude des cellules découpées dans du papier à filtrer, dont on peut proportionner l'épaisseur à la taille maxima des Rotifères considérés. On monte directement dans la solution conservatrice formolée ; le lutage doit être extrêmement soigneux, pour éviter l'évaporation. J'ajoute, pour les personnes qui voudraient se livrer à l'étude des Rotifères, quelques détails sur la préparation des individus isolés sous le microscope, qu'on ne rencontre guère dans les ouvrages français : on anesthésie sur le porte-objet ou dans un verre de montre, à l'aide de la solution précédente étendue de deux fois son volume d'eau et ajoutée par petites portions ; la stovaïne à 1 p. 100 donne des résultats supérieurs pour quelques formes. Les vapeurs d'alcool que j'ai préconisées autrefois [2] (on peut pour les Rotifères se dispenser de recouvrir d'une lamelle) sont d'un emploi souvent commode. Quand l'animal est bien étalé et que le mouvement de ses cils se ralentit, on fixe par l'acide osmique étendu ; je préfère en général l'employer à l'état de vapeurs, ce qui dispense du lavage ultérieur. On monte dans le formol comme précédemment.

[1] Ce procédé a été employé en grand par CERTES, entr'autres, pour l'étude des Protozoaires ; pour les Rotifères, il ne permet pas l'étude complète d'une faune, un assez petit nombre d'espèces (chose assez curieuse car presque toutes ont des œufs d'hiver résistants) pouvant s'obtenir ainsi ; il n'en est pas moins fort utile, car ce sont surtout les Bdelloïdes qui s'anesthésient assez mal.

[2] DE BEAUCHAMP, *Bull. Soc. Zool. de France*, 1904, vol. XXIX, p. 26.

Il ne faut pas croire que les fixations en masse obtenues par le procédé exposé ne puissent servir qu'à l'étude des Rotifères; au contraire la plupart des formes concomitantes, Oligochètes, Planaires, Entomostracés et Nématodes même, quand ils sont de petite taille, sont fort bien fixés et d'une étude aisée. La plupart des Infusoires, les algues unicellulaires et flagellées s'y conservent admirablement. Il sera néanmoins préférable quand on fera une fixation spécialement en vue des Protozoaires de supprimer l'anesthésie qui est nuisible à certaines formes délicates. Enfin je tiens à dire ici que le procédé de Rousselet dans ses lignes essentielles, c'est-à-dire la fixation à l'acide osmique étendu et le montage dans le formol, est réellement le procédé de choix pour la préparation de tous les petits animaux très transparents et à cavités très développées, c'est-à-dire de l'immense majorité des animaux pélagiques, marins plus encore que d'eau douce, et fournit des résultats que ne peut donner aucune autre méthode (les déshydratants et éclaircissants ayant en général sur ces formes délicates une action néfaste), au point de vue de la conservation de l'aspect extérieur et de tous les traits de l'organisation visibles par transparence, que souligne admirablement l'acide osmique. Elle est appelée à devenir d'un très grand usage dans les études de plancton.

Je suis tout prêt à donner aux personnes qui voudront bien récolter des Rotifères les explications complémentaires et les leçons pratiques qu'elles pourront désirer, et serai très reconnaissant à toutes celles qui pourront m'en procurer non seulement des pays neufs et de nos colonies, mais de la France même dont j'ai entrepris d'étudier la faune à ce point de vue. Dans ce dernier cas il sera souvent possible d'en envoyer à l'état vivant, dans un tube presque complètement rempli d'eau pour les formes pélagiques (elles ne doivent pas être en trop grande abondance). Pour les autres, il suffit de placer les plantes où l'on aura reconnu leur présence dans un flacon sans autre eau que celle dont elles sont mouillés naturellement. J'adresse par avance mes remerciements à toutes les personnes qui pourront m'aider dans la tâche que j'ai entreprise.

(Laboratoire d'Anatomie Comparée de la Sorbonne).

VII

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO[1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

M (*Suite*)

MANDOUL (A.-H.). — Recherches sur les colorations légumentaires, Paris, 1903.

MANOUVRIER (L.). — Deuxième étude sur le *Pithecanthropus erectus* comme précurseur présumé de l'Homme, Paris, 1895.

MANOUVRIER (L.). — Réponse aux objections contre le *Pithecanthropus*, Paris, 1896.

MAQUET-DEGLAND. — Catalogue raisonné de la collection d'Oiseaux d'Europe de Côme Damien Degland, Lille, 1857.

MARCEAU (F.). — Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés, Paris, 1903.

MARCHAL (P.). — Note sur une invasion d'*Héliophobus* (*Neuronia*) *popularis* Fabr. dans le nord de la France, Paris, 1894.

MARCHAL (P.). — Sur le receptacle séminal de la Guêpe (*Vespa germanica*), Paris, 1894.

MARCHAL (P.), — L'entomologie appliquée en Europe, Paris, 1896.

MARCHAL (P.). — Sur les réactions histologiques et sur la galle animale interne provoquées chez une larve de Diptère (*Cecidomyia destructor*) par un Hymenoptère parasite (*Trichacis remulus*), Paris, 1897.

MARCHAL (P.). — Les Cecidomyes des céréales et leurs parasites, Paris, 1897.

MARCHAL (P.). — Comparaison entre les Hyménoptères parasites à développement polyembryonnaire et ceux à développement monoembryonnaire, Paris, 1899.

MARCHAL (P.). — L'*Aspidiotus perniciosus* ou le San Jose-Scale des Etats-Unis et les Cochenilles d'Europe voisines vivant sur les arbres fruitiers, Paris, 1899.

MARENZELLER (E. von). — Zur Kenntniss der adriatischen Anneliden, Vienne, 1871.

MARENZELLER (E. von). — Zur Kentniss der adriatischen Anneliden. Zweiter Beitrag (Polynoinen, Hesioneen, Syllydeen), Vienne, 1875.

MARIANO DE LA PAZ GRAELLS. — Descripcion de algunos Insectos nuevos pertenecientes à la fauna central de España.

MAREY (E.-J.). — La méthode graphique dans les sciences expérimentales, Paris, 1878.

MAREY (E.-J.), — Le vol des Oiseaux, Paris, 1890.

[1] Voir NOTES ET REVUE. (3) Tome IX, nos 2, 3, 4, 5. (3) Tome X, nos 2, 3, 6, 7. (4) Tome I, nos 1, 2, 5, 8, 9. (4) Tome II, nos 2, 4, 7, 8, 11. (4) Tome III, nos 1, 2, 4, 5, 7 et 8.

MAREY (E.-J.). — Le mouvement, Paris, 1894.

MARION (A.-F.). — Les faunes des étangs saumâtres des Bouches-du-Rhône, Marseille, 1886.

MARION (A.-F.). — Deux jours de draguages dans le golfe d'Alger, Paris.

MARK (E.-L.). — *Polychoerus caudatus*, Leipzig, 1892.

MARSILLI (L.-F. de). — Histoire physique de la mer, Amsterdam, 1725.

MARTEL (H.). — Recherches expérimentales sur la variabilité du *Bacillus anthracis*, Paris, 1902.

MARTIN (H.). — Recherches anatomiques et embryologiques sur les artères coronaires du cœur chez les Vertébrés, Paris, 1894.

MARTINS (Ch.). — La création du monde organisé d'après les naturalistes anglais et allemands de la nouvelle école, Paris, 1871.

MATSCHIE (P.). — Die *Megachiroptera* des Berliner Museums für Naturkunde, Berlin, 1899.

MATTEUCCI (C.) et P. SAVI. — Traité des phénomènes électro-physiologiques des Animaux. — Études anatomiques sur le système nerveux et sur l'organe électrique de la Torpille, Paris, 1844.

MATTOS (J.-M. de Mello de). — Os trabalhos recentes acerca de Pisciculture em Portugal, Porto, 1895.

MATTOS (J.-M. de Mello de). — Laboratorio maritimo de Aveiro, Porto, 1894.

MATTOZO (F.-S.). — Les Myriapodes d'Afrique au museum de Lisbonne, Lisbonne, 1881.

MAUMUS (J.). — Zoologie : Les cœcums des Oiseaux, Paris, 1902.

MAYER (A.-G.). — The Atlantic Palolo, New-York, 1902.

MAYER (A.-G.). — Effects of natural selection and race-tendency upon the color-patterns of *Lepidoptera*, New-York, 1902.

MAYET (V.). — Catalogue raisonné des Reptiles et Batraciens de la Tunisie, Paris, 1903.

MAZZARELLI (G.). — Interno all' anatomia e fisiologia dell' apparato riproduttore delle *Aplysiæ* del Golfo di Napoli, Napoli, 1889.

MAZZARELLI (G.). — Sullo sviluppo postlarvale della conchiglia nei Tectibranchi, Naples, 1891.

MAZZARELLI (G.-F.). — Interno alle specie di *Pleurobranchus* del Golfo di Napoli, Naples, 1891.

MÉGNIN (M.). — Mémoire sur les *Hypopus* (Dugès), Paris, 1874.

MÉGNIN (P.). — La faune des cadavres, Paris.

MEHLIS (Ed.). — Observationes anatomica de *Distomate hepatico* et *lanceolato*, Göttingen, 1825.

MÉNÉGAUX (A.). — Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins, Besançon, 1890.

MEREJKOWSKY (C.). — Etudes sur les Éponges de la mer Blanche, Saint-Pétersbourg, 1878.

MESNIL (F.). — Sur le mode de résistance des Vertébrés inférieurs aux invasions microbiennes artificielles, Sceaux, 1895.

METSCHNIKOFF (E.). — Vergleichend-embryologische Studien, Leipzig, 1882.

METSCHNIKOFF (E.). — Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Thieren, Wien, 1883.

METSCHNIKOFF (E.). — Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbeltiere, Leipzig.

METSCHNIKOFF (E.) et J. SOUDAKEWITCH. — La phagocytose musculaire. Contribution à l'étude de l'inflammation parenchymateuse, Paris.

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1905-1906. [4]. Tome IV

Articles originaux

BEAUCHAMP (P. de). — Instructions pour la récolte et la fixation en masse des Rotifères, p.

BRASIL (L.) — *Eleutheroschizon Duboscqi*, Sporozoaire nouveau, parasite du *Scoloplos armiger* O. F. Müller (*avec 5 fig. d. l. texte*), p. XVII.

ENRIQUES (P.). — Sur les vaisseaux sanguins du *Sipunculus nudus*, p.

GUITEL (F.). — Sur les reins du *Caularchus maeandricus* Girard, Gobiésocidé de la côte américaine du Pacifique, p. I.

LEGENDRE (R.). — Notes biologiques sur *Acera bullata* Müll., (*avec 5 fig. d. l. texte*), p. VI.

SCHUCHERT (C.) et S.-S. BUCKMAN. — La nomenclature des types d'histoire naturelle, p. XIV.

Catalogue de la Bibliothèque du Laboratoire Arago

Mémoires et volumes isolés (*suite*).
Lettre M (*suite*), p. XXXIV.

Paru le 1er Février 1906.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 140, Boul. Raspail, Paris (6e) — Téléphone : 704-75

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome IV, p. 1-68, pl. I à VIII
Octobre 1905

L'ÉVOLUTION DES DIPLOSOMES

(ASCIDIES COMPOSÉES)[1]

PAR

ANTOINE PIZON

INTRODUCTION

Ce travail est consacré à l'étude de la formation des colonies de Diplosomes après la période embryonnaire, c'est-à-dire après l'éclosion et la fixation des larves. Il se trouve être par conséquent la suite naturelle des recherches de Salensky (1894) et des miennes (1898) sur le développement embryonnaire de ces Ascidies composées.

On sait que les Ascidies composées qui constituent le petit groupe des *Diplosomidés* doivent leur nom à l'existence très fréquente de deux sacs branchiaux fixés sur une masse viscérale unique (fig. 3).

C'est Mac Donald (1859) qui créa le premier représentant de ce groupe, *Diplosoma Rayneri*, auquel vinrent s'adjoindre ultérieurement un certain nombre d'espèces, dont la plupart sont communes sur nos côtes.

Quelques années plus tard, les recherches de Gegenbaur (1862) sur *Didemnum gelatinosum* M. Edw = *Diplosoma gelatinosum*, causaient une nouvelle surprise aux zoologistes ; ce naturaliste montrait que l'œuf engendre non pas un ascidiozoïde unique, mais bien deux individus à peu près également développés.

[1] Recherches faites au laboratoire maritime de Roscoff en août et septembre 1903.

Les travaux embryogéniques qui furent consacrés dans la suite à ces animaux se rapportent à deux ordres de faits : 1° aux processus du développement de cette singulière larve qui éclot avec deux ascidiozoïdes distincts ; 2° aux processus du bourgeonnement chez les ascidiozoïdes qui constituent ultérieurement les colonies.

En premier lieu, Salensky (1894) publia un remarquable travail sur l'embryogénie de la larve de *Diplosoma Listeri* : il interpréta cette dernière *comme le résultat d'une division précoce de l'œuf en deux parties de même valeur* qui évoluent ultérieurement accolées l'une à l'autre et deviennent finalement deux organismes identiques, enveloppés par la tunique commune.

Au moment de la publication de l'important mémoire de Salensky, je faisais moi-même l'étude du développement des larves de Diplosomes ; je confirmai les résultats généraux du savant naturaliste russe et je mis en lumière quelques autres points qu'il n'avait pas traités (1898). Mais je ne pus considérer les deux ascidiozoïdes existant à l'éclosion comme le produit d'une bipartition précoce de l'œuf.

Dans une Note interprétant les résultats des mes recherches embryogéniques sur ce sujet, nous fûmes amenés, Edm. Perrier et moi (1898), à considérer le second individu larvaire comme le résultat d'un bourgeonnement très précoce du premier individu ou oozoïde issu de la segmentation de l'œuf, bourgeonnement qui s'effectue par des processus se rattachant d'ailleurs très nettement à ceux de la blastogénèse générale.

Caullery (1895 *a*) avait déjà défendu cette idée par quelques considérations d'un autre ordre.

La seconde catégorie de recherches embryogéniques sur les Diplosomidés concerne la formation des bourgeons chez les ascidiozoïdes ordinaires d'une colonie. Cette question a été l'objet des travaux successifs de Ganin, de Jourdain, de Della Valle et de Caullery.

Pour l'intelligence du sujet que je traite dans le présent mémoire, je vais rappeler brièvement les processus de ce bourgeonnement

tels qu'ils résultent de l'ensemble des recherches des auteurs que je viens de nommer.

Un nouveau blastozoïde complet *se constitue à l'aide de trois tronçons distincts,* se développant indépendamment les uns des autres et *se soudant ultérieurement pour former un nouvel individu.* Ces trois parties sont les suivantes :

1° *Un bourgeon abdominal* décrit en premier lieu par Ganin (1870) et qui devient l'estomac, l'intestin (moins le rectum) et le cœur. Della Valle (1882) démontre plus tard que cette nouvelle anse digestive se constitue aux dépens d'un diverticule œsophagien du parent, dont l'autre extrémité va s'ouvrir ultérieurement dans l'intestin de ce même parent.

2° *Un bourgeon thoracique* qui devient une branchie et un œsophage ; il a été décrit également par Ganin et par Della Valle, mais ce fut Caullery (1895) qui en précisa l'origine en montrant qu'il se forme en entier aux dépens des deux tubes épicardiques que Van Beneden et Julin ont fait connaître les premiers chez la Claveline.

Lahille (1890) avait montré de son côté que le nouveau cœur qui apparaît à un moment donné dans la nouvelle anse digestive formée par le bourgeon abdominal, se développe également aux dépens des tubes épicardiques ; c'est le processus que je décrivis moi-même chez plusieurs autres familles d'Ascidies composées (Botryllidés, Polyclinidés).

3° *Un bourgeon rectal* qui est un simple diverticule du rectum du parent (Caullery, 1895, p. 107) et qui devient le rectum d'un nouvel ascidiozoïde.

Les auteurs précédents comprennent cette ébauche dans le bourgeon thoracique à cause de sa position à la base de la nouvelle branchie ; mais comme c'est une formation absolument indépendante des autres bourgeons, sans aucune relation avec les tubes épicardiques qui engendrent la branchie, il est plus naturel de le considérer seul, c'est-à-dire comme un troisième bourgeon bien distinct des deux autres.

Les ascidiologues, à la suite des recherches de Ganin et de Della Valle, ont toujours admis que ces trois tronçons ainsi développés séparément aux dépens de l'organisme maternel, *se souduient ultérieurement pour former un nouvel ascidiozoïde entier.*

Il semble bien naturel, en effet, de penser *a priori* qu'il ne peut en être autrement: mais l'évolution générale de certains Tuniciers coloniaux présente parfois des phénomènes si étranges, qu'il est toujours téméraire d'émettre, à leur sujet, des hypothèses que l'observation directe des faits peut venir infirmer tôt au tard.

C'est ainsi, par exemple, qu'il ne viendrait pas à l'idée de penser que chez les Diplosomes *une anse digestive nouvellement bourgeonnée par un ascidiozoïde puisse se souder ultérieurement avec la branchie de ce même ascidiozoïde* pour constituer un nouvel individu entier.

Ce processus, si bizarre qu'il soit, est cependant celui qui se passe normalement au cours de la multiplication des ascidiozoïdes chez ces Ascidies composées: les recherches que j'expose dans le présent mémoire ont pour but de le mettre en évidence: Une fois qu'un nouveau bourgeon abdominal (estomac, intestin et cœur) s'est constitué par les processus que j'ai rappelés tout à l'heure, il se soude non pas avec le bourgeon thoracique (branchie, œsophage) et le bourgeon rectal qui ont pris naissance en même temps que lui sur le parent, mais bien avec le thorax et le rectum de ce parent: de son côté, celui-ci abandonne sa vieille anse digestive, y compris le cœur qu'elle renferme, au nouveau thorax (branchie et œsophage) qu'il vient de bourgeonner.

Ce n'est cependant pas pour chercher à établir ce point si curieux du bourgeonnement des Diplosomes, dont l'existence ne peut être soupçonnée *a priori*, que j'avais entrepris les présentes recherches.

J'avais été frappé, comme tous ceux qui ont étudié les Diplosomes, des variations morphologiques parfois très brusques que présentent leurs ascidiozoïdes et je m'étais proposé de rechercher si elles ne

présentaient pas un enchaînement quelconque, en même temps que le déterminisme auquel elles obéissaient.

Quand on examine une colonie en plein épanouissement, pendant la belle saison, on y trouve généralement, au même instant, des ascidiozoïdes morphologiquement très différents.

1° Il y en a qui sont simples (fig. 7) c'est-à-dire qui sont formés d'un sac branchial surmontant une masse viscérale ordinaire (estomac, intestin et cœur) ;

2° D'autres (fig. 3) ont deux branchies et deux œsophages se continuant par une anse digestive unique ;

3° Quelquefois on trouve des ascidiozoïdes simples qui sont encore accolés après un vieux thorax en régression (fig. 22).

4° Enfin, il y en a parfois qui sont composés d'une double branchie, de deux cœurs et de deux anses digestives communiquant respectivement par leurs deux extrémités (fig. 15) ; puis, au bout de vingt-quatre heures, ils éprouvent un changement si profond qu'ils ne sont plus reconnaissables et les points de repère pris la veille sur la colonie ne se retrouvent que très difficilement.

Depuis longtemps déjà, Della Valle (1882) avait décrit un semblable polymorphisme chez les *Trididemnum Benda* appartenant au groupe des Didemnidés, très voisin des Diplosomidés.

Ce polymorphisme des Trididemnum serait même encore plus varié que celui des Diplosomes, car Della Valle a décrit des ascidiozoïdes qui auraient deux anses digestives portées par un thorax unique. Malheureusement Della Valle n'a fait que des observations isolées sur les différents ascidiozoïdes qui existent à un moment donné dans une colonie, sans chercher à établir leur filiation.

Plus récemment Oka (1892), dans une courte note, a également signalé chez un Diplosome des côtes du Japon l'existence d'individus à deux sacs branchiaux et à deux estomacs qu'il appelait des « jumeaux » d'âge différent : dénomination d'ailleurs impropre, car j'établis dans le présent travail que l'une des moitiés de ces singuliers ascidiozoïdes est toujours le résultat du bourgeonnement de l'autre.

Le naturaliste japonais avait vu ensuite les parties les plus anciennes de ces ascidiozoïdes entrer en régression et céder la place aux parties plus jeunes, sur lesquelles il ne tardait pas à apparaître le bourgeon d'un autre «demi-individu». Sa note se borne à ces courtes observations générales; elle est muette sur les processus du développement des nouveaux organes et sur leur mode d'association ultérieure ; à noter cependant qu'il représente sur la figure qui accompagne son petit mémoire «*deux diverticules œsophagiens*» accolés l'un à l'autre, et qui sont certainement les deux tubes épicardiques en train de se fusionner par une de leurs extrémités pour former un nouveau sac branchial.

Il me parut qu'au lieu de s'arrêter à ces constatations isolées qui ne donnaient qu'une idée très superficielle et très incomplète de l'évolution des Diplosomes, il serait intéressant de chercher à établir les rapports que pouvaient présenter entre elles les différentes sortes d'ascidiozoïdes et de voir si elles ne se reliaient pas toutes à un mode évolutif général, propre à ces ascidies composées. Pour cela, il n'y avait qu'une façon de procéder ; c'est celle que j'avais déjà appliquée à l'étude de l'évolution des Botryllidés et qui m'avait donné des résultats si intéressants : faire fixer des colonies sur des lames porte-objets, les élever dans des aquariums, les dessiner très fréquemment afin de fixer leurs moindres transformations et chercher ainsi à établir les lois de leur évolution et les processus de la formation des colonies.

Et afin d'avoir un point de départ précis, au lieu de m'adresser à des colonies plus ou moins volumineuses dont l'évolution antérieure des ascidiozoïdes me fût restée inconnue, je commençai par des larves qui venaient d'éclore et dont le développement embryogénique est établi depuis les recherches de Salensky (1894) et les miennes (1898). De la sorte, les présentes observations que j'ai faites sur les larves après leur fixation se trouvent être la suite naturelle, sans solution de continuité, de celles que les auteurs précédents ont faites sur leur évolution embryonnaire.

Dans ces recherches, j'ai suivi d'une façon aussi précise que pouvait le permettre l'examen *in toto* de colonies vivantes, l'arrivée des nouveaux ascidiozoïdes et leurs transformations successives ; en ayant soin de les dessiner matin et soir, j'ai pu établir la filiation des différentes formes énumérées plus haut. J'ai montré la part que prennent l'oozoïde fixé et son premier blastozoïde dans la formation de la colonie. J'ai pu préciser les connexions des organes de ceux de ces ascidiozoïdes qui possèdent à la fois deux branchies et deux masses abdominales, et j'ai découvert le processus singulier et absolument nouveau dans le règne animal suivant lequel ces ascidiozoïdes bithoraciques et bigastriques se dédoublent ensuite en deux ascidiozoïdes simples, en échangeant leurs viscères abdominaux.

D'ailleurs j'expose à la fin du présent mémoire, dans des considérations générales, les résultats qui découlent de ces recherches.

Elles ont porté sur le *Diplosoma gelatinosum* = *Dipl. Listeri* (sens. Lahille) [1890 p. 106] ; j'ai élevé mes jeunes colonies dans les bacs à eau courante du laboratoire maritime de Roscoff, dans des conditions par conséquent très voisines de celles qu'elles trouvent normalement dans la mer.

Pour la clarté de l'exposition qui va suivre, je dois dire que j'ai trouvé deux modes d'évolution chez ces Ascidies composées. Dans le premier cas, qui est le plus complexe, les ascidiozoïdes simples, c'est-à-dire constitués par une seule masse abdominale surmontée d'une branchie (fig. 1) bourgeonnent, à des intervalles plus ou moins éloignés, tantôt un nouveau thorax destiné à remplacer l'ancien qui régresse, tantôt un nouveau thorax et une nouvelle masse abdominale simultanés, ce qui a pour effet d'accroître le nombre des ascidiozoïdes de la colonie. Les planches I à X représentent les transformations successives d'une jeune colonie appartenant à ce type d'évolution.

Dans le second cas, qui est beaucoup plus simple et m'a paru aussi moins fréquent, les ascidiozoïdes ne bourgeonnent que de nouveaux thorax qui se substituent ultérieurement aux anciens

quand ceux-ci entrent en régression. A ce second cas, se rapportent les planches V et VI.

J'exposerai successivement chacun de ces deux modes d'évolution.

CHAPITRE I

PREMIER MODE D'ÉVOLUTION

Bourgeonnement épicardo-rectal et épicardo-œsophagien
Régression des vieux thorax

I. — ÉVOLUTION DE L'OOZOÏDE

§ 1.— *Sa transformation en ascidiozoïde bithoracique* O^1 O^2 (*fig. 3*).— Une larve de Diplosome fixée depuis deux ou trois jours (fig. 1) se compose de l'oozoïde[1] avec son sac branchial O^1, son estomac E^1, son intestin *i*, son cœur *c* et ses quatre ampoules vasculaires ; cet oozoïde est accompagné d'un premier blastozoïde B^1 qu'il a engendré dans le cours de sa période embryonnaire et dont il est maintenant complètement séparé.

Il résulte des présentes recherches que cet oozoïde O^1 (fig. 1) et le premier blastozoïde B^1 qui l'accompagne au moment de l'éclosion, continuent l'un et l'autre leur évolution après la fixation de la larve et contribuent directement à l'accroissement de la jeune colonie.

Dans une première partie, nous allons suivre les transformations de l'oozoïde, puis nous établirons celles de son blastozoïde B^1.

L'oozoïde, après la fixation de la larve (fig. 1), ressemble beaucoup à son premier blastozoïde B^1 ; mais on l'en distingue d'abord par ses quatre ampoules vasculaires *a*, longuement pédonculées, qui manquent au blastozoïde B^1 ; ensuite à un globule pigmentaire noir *p* qui circule dans les cavités sanguines et qui provient de la vésicule sensorielle larvaire qui a régressé au cours de la fixation.

Cet oozoïde, après avoir bourgeonné une première fois dans l'œuf pour produire le blastozoïde B^1 qui l'accompagne à l'éclosion (fig. 1),

[1] Je rappelle que l'oozoïde est l'individu résultant du développement de l'œuf. — Tous les individus d'une colonie sont désignés sous le nom général *d'ascidiozoïdes* ; quand on veut exprimer que ceux-ci ont été formés par bourgeonnement, on les désigne sous le nom de *blastozoïdes*.

bourgeonne de nouveau après la fixation et devient la tête d'une filière ininterrompue de nouveaux ascidiozoïdes, contrairement à ce qui se passe chez d'autres Ascidies composées où l'oozoïde n'a qu'une existence éphémère (Botryllidés), ou n'arrive même pas à se constituer complètement (Pyrosomes).

Le blastozoïde B^1 se comporte de la même manière et devient aussi, comme nous l'établirons plus loin, le point de départ d'une autre lignée ininterrompue d'ascidiozoïdes. J'ai montré cette particularité de l'ascidiozoïde B^1 et la précocité de son bourgeonnement dans une communication déjà ancienne (1891).

Mais j'avais négligé d'étudier l'oozoïde à ce point de vue, les ascidiologues admettant à ce moment que l'oozoïde entrait en régression quelques jours après sa fixation.

C'est Salensky (1894), qui à la fin de sa très importante étude sur le développement de la larve des Diplosomes, indiqua que l'oozoïde possède au moment de la fixation, tout aussi bien que le blastozoïde qui l'accompagne, les rudiments d'un nouvel ascidiozoïde.

Ces rudiments consistaient tout simplement, d'après le savant naturaliste russe, en un diverticule œsophagien s'élargissant ultérieurement en deux grands sacs aveugles et inégaux et destinés à donner plus tard tout l'appareil branchio-intestinal.

Cette évolution ultérieure du diverticule œsophagien n'a d'ailleurs été qu'une simple hypothèse de la part de Salensky, car ses observations se sont arrêtées au moment de la fixation de la larve et il n'a pas suivi ce que deviennent les deux sacs aveugles dont il signalait la présence chez chacun des deux ascidiozoïdes de la jeune colonie.

J'ai fait connaître dans un travail antérieur (1898) la véritable origine et l'évolution respective des ébauches des nouveaux bourgeons qui se développent sur les deux ascidiozoïdes larvaires, ébauches qui s'observent déjà avant l'éclosion. Les processus sont les mêmes que ceux du bourgeonnement chez des ascidiozoïdes quelconques. Au moment où les deux ascidiozoïdes larvaires possèdent leurs fentes branchiales et sont encore enfermés dans l'organisme

maternel, les ébauches de leurs bourgeons sont les suivantes. Chacune possède :

1° Un diverticule pyriforme, à parois épaisses, engendré par les tubes épicardiques soudés préalablement l'un à l'autre à l'une de leurs extrémités ; il donnera ultérieurement une branchie et un œsophage ;

2° Un autre diverticule voisin du précédent et renflé comme lui est envoyé par l'œsophage de chacun des ascidiozoïdes, il représente l'ébauche d'un bourgeon abdominal (estomac, intestin et glande intestinale) ; l'ébauche du nouveau rectum n'est pas encore visible à ce moment.

Ces ébauches ne progressent pas vite au début et elles sont encore assez peu accusées au troisième jour de la fixation (fig. 1), où l'on observe les tubes épicardiques *e* soudés en un seul sac à l'une de leurs extrémités, puis le diverticule œsophagien *d*.

Le cinquième jour qui suit la fixation (fig. 2), la nouvelle branchie O^2 engendrée par l'épicarde *e* se montre bien différenciée avec ses trois premières rangées de fentes branchiales et son œsophage fixé sur celui de l'oozoïde ; un nouveau rectum r^2, formé par un diverticule de celui de l'oozoïde r^1, est également très net et son cul-de-sac terminal affleure déjà à la dernière rangée de fentes branchiales. Le cœur *c* reste unique et est situé à peu de distance des tubes épicardiques *e* dont l'une des extrémités a engendré la nouvelle branchie O^2 et l'œsophage qui lui fait suite.

Une douzaine d'heures plus tard (fig. 3), cette nouvelle branchie O^2, bien que n'ayant guère encore que le tiers de celle de l'adulte, s'ouvre largement au dehors en étalant les six dents de son orifice buccal ; elle est toujours fixée par son œsophage sur celui du parent ; son rectum r^2, toujours ouvert dans le rectum r^1 de l'oozoïde qui lui a donné naissance, entre également en activité fonctionnelle et se remplit de fèces tout comme le premier r^1. Le cœur *c* est toujours unique, avec les deux tubes épicardiques *c* à son voisinage.

Ce nouvel organisme ainsi composé de deux branchies, de deux œso-

phages et de deux rectums, ne peut pas être regardé comme l'équivalent de deux ascidiozoïdes : l'estomac E^1, l'intestin et le cœur c sont restés simples ; les fèces f arrivées à l'extrémité de l'intestin s'engagent partie dans l'ancien rectum r^1, partie dans le nouveau r^2. L'ensemble constitue une individualité physiologique et anatomique que je désignerai sous le nom d'*ascidiozoïde bithoracique*.

Avec Ganin Della Valle et les autres ascidiologues qui ont étudié le bourgeonnement des Diplomoses, je distinguerai en effet sous le nom de *thorax*, l'ensemble constitué par le nouveau rectum, la nouvelle branchie et l'œsophage qui lui fait suite ; mais je dirai que la formation de ce nouveau thorax est dû à un *bourgeonnement épicardo-rectal*, terme qui a l'avantage de rappeler que les deux parties constituantes de ce thorax se développent respectivement aux dépens de l'épicarde et du rectum du parent. La dénomination de *bourgeonnement thoracique* qu'ont employée jusqu'à présent les ascidiologues n'est pas suffisamment précise.

§ 2. — *Transformation de l'ascidiozoïde bithoracique O^1 O^2 en ascidiozoïde monothoracique* (fig. 4). — Cet ascidiozoïde bithoracique O^1 O^2 vit dans ces conditions pendant deux jours environ.

Le 20 août au soir, c'est-à-dire le neuvième jour qui suit la fixation de la larve, la branchie de l'oozoïde O^1 se contracte très énergiquement à diverses reprises, s'affaisse et entre en régression ; ses éléments se dissocient et deviennent une masse granuleuse qui remplit peu à peu ce qui reste de la cavité branchiale ; son œsophage et son rectum r^1 entrent également en dégénérescence.

Il n'entre pas dans mon plan d'exposer le processus de l'élimination des organes morts et la part que la tunique prend à cette élimination ; je me contente de noter ici les stades évolutifs généraux. La régression du plus vieux thorax O^1 (branchie, œsophage et rectum r^1) se continue régulièrement les deux jours suivants. Au bout de 48 heures elle est presque complète (fig. 4) ; il ne reste plus qu'une petite masse jaunâtre O^1 qui finira par disparaître totalement

les jours suivants. Pendant ce temps, la nouvelle branchie O^2 et le nouveau rectum r^2 ont conservé leurs connexions primitives avec l'anse digestive E^1 (en rouge sur les figures) et constituent avec elle un *ascidiozoïde monothoracique* O^2, dont le cœur c et les tubes épicardiques sont également les mêmes que ceux de l'ascidiozoïde bithoracique O^1 O^2 précédent (fig. 3).

On peut dire avec Della Valle (1882), qui a observé de semblables régressions de branchies chez les *Didemnum*, que le résultat d'une telle évolution a été une régénération partielle de l'oozoïde O^1 (fig. 1) ; tout a abouti au remplacement du thorax de O^1 par un nouveau thorax O^2 (branchie, œsophage, rectum r^2) (fig. 4), en passant par une phase bithoracique (fig. 3).

Dans la description qu'a donnée Della Valle des phénomènes de régression chez les *Trididemnum Benda*, appartenant à un groupe voisin des Diplosomes, le savant ascidiologue italien a signalé seulement la disparition de la branchie et de l'œsophage ; il est très vraisemblable cependant que le rectum doit disparaître tout comme chez les Diplosomes, en raison de la similitude générale des phénomènes évolutifs de ces deux groupes d'Ascidies composées.

§ 3. — *Transformation de l'ascidiozoïde monothoracique O^2 en ascidiozoïde bithoracique et biventrique* (fig. 6). — La blastogénèse s'annonce de très bonne heure chez cet ascidiozoïde monothoracique O^2, et avant même que l'ancien thorax O^1 ait complètement disparu (fig. 4), on y observe les ébauches très nettes de nouveaux bourgeons. Le bourgeonnement est même beaucoup plus important que dans le cas précédent, car ce sont les différentes parties d'un ascidiozoïde complet que va engendrer l'ascidiozoïde O^2. Ces parties sont au nombre de trois, se développant par les processus généraux qui ont été décrits par Ganin, Della Valle et Caullery :

1° Les deux cas épicardiques engendrent une nouvelle branchie O^3 (fig. 4) qui, un peu plus tard, se continuera par un œsophage qui ira s'embrancher sur celui du parent O^2 (fig. 5).

2° En même temps, l'œsophage de O^2 pousse un diverticule qui prend rapidement deux bosselures (E^2, fig. 4); ce diverticule s'allonge, se renfle et se différencie peu à peu en une nouvelle anse digestive (estomac E^2 et intestin en bleu, fig. 5 et 6); l'extrémité du nouvel intestin finit par aller s'ouvrir dans l'intestin maternel, à l'endroit où celui-ci se renfle pour devenir le rectum.

3° Le rectum r^2 de l'ascidiozoïde O^2 envoie de son côté un diverticule qui s'allonge peu à peu vers la base du nouveau sac branchial O^3, à l'opposé de l'endostyle et devient un nouveau rectum r^3 (fig. 6); il n'est pas visible sur la figure 5, parce qu'il est caché par l'ancien estomac E^1 et le nouvel œsophage.

Pendant que ces différents organes se différencient, les deux sacs épicardiques rompent leurs attaches avec le nouveau sac branchial O^3 qu'ils ont engendré, se pincent à une de leurs extrémités et isolent un nouveau cœur c (fig. 5, en bleu) qui se loge dans la nouvelle anse digestive E^2.

Aussitôt formé, le nouveau cœur se met à battre et cela à un moment (fig. 5) où la nouvelle anse digestive qui l'accompagne n'est pas encore en activité fonctionnelle, le nouvel intestin qui fait suite à l'estomac E^2 étant encore terminé en cul-de-sac; la nouvelle branchie O^3 n'est pas non plus ouverte au dehors. Toutefois ses contractions ne sont pas synchroniques avec celles de l'ancien cœur c (en rouge) situé dans la vieille anse intestinale.

Le développement de tous ces nouveaux organes se fait dans un temps relativement court : leurs ébauches étaient déjà bien nettes le 22 août au matin (fig. 4) et le 24, au matin, tous ces nouveaux organes sont en activité fonctionnelle ; le 25, la taille de la nouvelle branchie O^3 dépasse la moitié de celle de l'adulte O^2 (fig. 6).

Le nouvel organisme ainsi constitué est complexe : Deux branchies se continuant chacune par un œsophage qui s'embranche sur le voisin; deux anses digestives (estomacs E^1 et E^2 et intestin), deux rectums r^2 et r^3 également embranchés l'un sur l'autre et deux cœurs. Ce sont en somme les parties constitutives de deux ascidio-

zoïdes monothoraciques, avec cette particularité que toutes celles qui sont de nouvelle formation ont conservé avec les anciennes leurs connexions primitives : la nouvelle anse digestive E^2 a ses deux extrémités respectivement ouvertes dans l'œsophage et dans le rectum r^2 du parent O^2, les deux œsophages s'ouvrent l'un dans l'autre, les deux rectums r^2 et r^3 de même.

Le tout constitue une *individualité physiologique unique* qu'avec Della Valle j'appellerai un *ascidiozoïde bithoracique et biventrique*. Le naturaliste italien a en effet décrit de semblables ascidiozoïdes chez les *Trididemnum*, voisins des Diplosomes, mais sans marquer toutefois l'existence simultanée des deux cœurs, ni celle des tubes épicardiques distincts dans chaque anse digestive, ni les relations précises des deux anses digestives.

Della Valle a qualifié de *bourgeonnement œsophagien* le processus qui conduit à la formation de la nouvelle anse digestive : mais il faut remarquer que dans la concavité de cette anse se trouve également le nouveau cœur qui s'est détaché de l'épicarde et que le savant ascidiologue italien n'a pas observé.

Aussi il me paraît juste de remplacer le terme de *bourgeonnement œsophagien* par celui de bourgeonnement *épicardo-œsophagien* qui a l'avantage de marquer l'origine épicardique du nouveau cœur et l'origine œsophagienne de la nouvelle anse abdominale.

Ajoutons enfin que la blastogénèse s'annonce de bonne heure chez cet ascidiozoïde bithoracique et biventrique (fig. 6) : au voisinage de chacun des deux estomacs E^1 et E^2 on observe les rudiments d'un nouveau sac branchial O^4 et O^5, représentés chacun pour l'instant par une petite vésicule centrale et deux diverticules latéraux qui sont les futurs sacs péribranchiaux. Ces nouvelles branchies se développent, comme d'habitude, aux dépens des tubes épicardiques dont il est important de noter la subdivision préalable en deux groupes qui se sont localisés chacun au voisinage d'une des anses digestives.

§ 4. — *Dédoublement de l'ascidiozoïde bithoracique et bigastrique O^2 O^3 en deux ascidiozoïdes monothoraciques, avec échange des viscères abdominaux.* — Cet ascidiozoïde bithoracique et biventrique O^2 O^3 vécut ainsi pendant quarante-huit heures environ ; les deux cœurs fonctionnaient simultanément, sans être d'ailleurs synchrones et on pouvait voir les fèces s'échapper par l'un et l'autre rectum.

Le 27 août, dans l'après-midi, c'est-à-dire un peu plus de deux jours après l'entrée en fonction de la nouvelle branchie O^3, j'assiste à une transformation complète de l'ascidiozoïde : les deux thorax O^2 et O^3 s'éloignent légèrement l'un de l'autre en entraînant chacun l'une des anses digestives et ses annexes (cœur, péricarde et glandes intestinales), à la suite de la rupture de certaines attaches de ces anses.

Il semble que cette séparation soit le résultat d'un effort mécanique de O^2 : on voit cette branchie se contracter énergiquement et subir un affaissement considérable comme si elle devait entrer en régression ; pendant deux heures environ, je l'ai vue passer par des alternatives de contractions et de dilatations, après quoi, enfin, la masse viscérale située à sa partie inférieure se montre absolument séparée de la masse viscérale voisine.

L'ascidiozoïde *bithoracique et biventrique O^2 O^3* s'est trouvé ainsi dédoublé en *deux autres ascidiozoïdes monothoraciques* O^2 et O^3, absolument indépendants morphologiquement et physiologiquement (fig. 7, pl. II) ; chacun d'eux comprend, outre sa branchie, un estomac suivi de l'intestin et du rectum, un cœur et deux tubes épicardiques.

Mais le point absolument fondamental et caractéristique de cette bipartition *consiste dans le nouveau mode de répartition des organes* au moment de l'individualisation des deux ascidiozoïdes simples.

Il serait tout naturel de penser que les organes nouvellement bourgeonnés, branchie, anse intestinale et cœur, s'associent ensemble pour constituer un nouvel ascidiozoïde, et les ascidiologues qui ont

étudié la blastogénèse des Diplosomidés ont toujours admis *a priori* qu'il en était ainsi. Les phénomènes se passent tout autrement :

Le *nouveau thorax* O^3 (branchie, œsophage et rectum r^3) reste associé avec *la vieille masse viscérale* (estomac E^1, intestin et cœur c^1), tandis que le thorax le plus ancien O^2 (branchie, œsophage et rectum r^1) reste associé avec la nouvelle masse viscérale (estomac E^2, intestin et cœur c^{11}).

En d'autres termes, l'ancien ascidiozoïde monothoracique O^2 (fig. 4), après avoir bourgeonné les différentes parties constituantes d'un autre ascidiozoïde monothoracique et être resté en connexion avec elles pendant un certain temps (fig. 6), s'isole en abandonnant sa masse viscérale (estomac E^1, intestin et cœur c^1) au nouveau thorax O^3 et en prenant pour lui la nouvelle masse viscérale (estomac E^2, intestin et cœur c^{11}) qu'il vient de bourgeonner.

On peut dire que la résultante du bourgeonnement de l'ascidiozoïde monothoracique O^2 (fig. 4) et de son dédoublement ultérieur (fig. 6 et 7) se *traduit par une régénération de sa masse viscérale.*

Quant au déterminisme même d'une aussi singulière bipartition, il résulte tout simplement des connexions des divers organes qui composent l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique au moment de son dédoublement. J'exposerai cette interprétation aux conclusions générales qui terminent le présent travail.

Suivons pour l'instant l'évolution ultérieure de chacun des deux ascidiozoïdes monothoraciques O^2 et O^3.

I. Evolution de l'ascidiozoïde monothoracique O^2

§ 1. — *Sa transformation en ascidiozoïde bithoracique* O^2 O^4, *puis en ascidiozoïde monothoracique* O^4. — L'ascidiozoïde monothoracique O^2 bourgeonne de nouveau ; mais cette fois il n'engendre qu'un thorax (branchie, œsophage et rectum). Les premières traces de ce bourgeonnement se montrent déjà chez l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique avant son dédoublement (fig. 6) ; elles con-

sistent alors en une petite vésicule centrale accompagnée de deux autres latérales qui représentent une future branchie (O^4, fig. 6).

Les premiers trémas de cette dernière sont très nets au moment du dédoublement de l'ascidiozoïde O^2 O^3 (fig. 7. 27 août). Un nouveau rectum r^4 apparaît à son tour, constitué comme d'habitude par un diverticule du rectum maternel r^2.

Moins de trois jours plus tard (30 août au matin), la nouvelle branchie O^4 est complètement formée, avec son orifice ouvert au dehors (fig. 8) ; l'œsophage qui la continue inférieurement s'ouvre dans celui du parent O^2 ; elle est accompagnée d'un nouveau rectum r^4 qui est également embranché sur celui du parent.

Ainsi juste trois jours après que l'ascidiozoïde monothoracique O^2 (fig. 7) s'était séparé de son ascendant bithoracique et biventrique, il était transformé en un autre *ascidiozoïde bithoracique* O^2 O^4 (fig. 8), dont tous les organes, c'est-à-dire les deux branchies, les deux œsophages, l'anse digestive et les deux rectums, *restèrent simultanément en activité pendant une douzaine d'heures environ.*

Au bout de ce temps, le vieux thorax O^2 (branchie, œsophage et rectum r^2) entre en régression, tandis que la nouvelle branchie O^4 continue de croître et se redresse verticalement (fig. 9, 31 août au matin). Le phénomène peut s'interpréter, d'accord avec Della Valle, comme un rajeunissement du thorax.

Dans l'espace de quatre jours, l'*ascidiozoïde simple ou monothoracique* O^2 (fig. 7, 27 août) s'est donc trouvé remplacé par un autre d'organisation identique (O^4, fig. 9, 31 août), après être passé par une phase intermédiaire d'ascidiozoïde *bithoracique* O^2 O^4 dont la durée n'a pas excédé une douzaine d'heures (fig. 8, 30 août).

Le nouvel ascidiozoïde monothoracique O^4 bourgeonne à son tour exactement comme son ascendant O^2 ; les tubes épicardiques (e, (fig. 9) engendrent une nouvelle branchie O^6 qui se greffe ultérieurement par son œsophage sur celui de l'ascidiozoïde maternel O^4 (fig. 10) ; un nouveau rectum r^6 se développe sur le rectum maternel r^4. En d'autres termes, l'ascidiozoïde O^4 s'adjoint un nouveau thorax

O^6 (branchie, œsophage et rectum) avec lequel il constitue, à un moment donné, un ascidiozoïde bithoracique O^4 O^6.

Cette nouvelle transformation s'est faite assez rapidement. C'est le 31 août que s'était constitué l'ascidiozoïde monothoracique O^4 (fig. 9) et c'est le 2 septembre au soir que le nouveau thorax O^6 entre en activité fonctionnelle, formant ainsi avec l'ancien thorax O^4 un ascidiozoïde bithoracique O^4 O^6.

Cette forme vécut ainsi pendant trois jours environ (2 au 5 septembre), au bout desquels l'ancien thorax O^4 entra en régression, laissant un ascidiozoïde monothoracique O^6 composé du nouveau thorax O^6 et de l'ancienne masse viscérale (estomac E^2, cœur c^{11}) persistant.

Ici s'arrête la série des observations que j'ai faites sur cette lignée d'ascidiozoïdes ayant pour tête l'ascidiozoïde simple O^2 (fig. 7) qui provenait du dédoublement de l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique antérieur (fig. 6).

En somme depuis le moment où ce dédoublement s'était opéré (27 août), l'ascidiozoïde monothoracique O^2 (fig. 7) était devenu bithoracique (O^2 O^4, fig. 8), puis monothoracique (O^4, fig. 9), puis de nouveau bithoracique (O^4 O^6, fig. 10), et enfin monothoracique O^6. Tout cela dans l'espace de dix jours environ (du 27 août au 5 septembre).

II. — Evolution de l'ascidiozoïde monothoracique O^3

§ 1. — *Sa transformation en ascidiozoïde bithoracique et biventrique* O^3 O^5. — L'ascidiozoïde bithoracique et biventrique précédent (fig. 6) s'est, avons-nous dit, dédoublé en deux autres monothoraciques O^2 et O^3 (fig. 7); nous venons d'assister à l'évolution ultérieure du premier de ces ascidiozoïdes O^2; suivons maintenant celle du second, O^3 (fig. 7).

Rappelons d'abord que le thorax O^3 (branchie, œsophage et rectum r^3) de cet ascidiozoïde est associé à une masse viscérale (estomac E^1, intestin et cœur c^1) beaucoup plus ancienne que lui et

qui a appartenu successivement à l'oozoïde O^1 (fig. 1), puis à l'ascidiozoïde bithoracique O^1 O^2 (fig. 3), puis à l'ascidiozoïde monothoracique O^2 (fig. 4).

Il bourgeonne de très bonne heure et d'une façon complète, c'est-à-dire qu'il va engendrer la totalité des organes constitutifs d'un ascidiozoïde monothoracique entier. Les premières traces de ce bourgeonnement se montrent déjà quand cet ascidiozoïde est encore associé à O^2 sous forme d'ascidiozoïde bithoracique et biventrique (fig. 6, 26 août, matin).

Les tubes épicardiques y forment une petite vésicule centrale accompagnée de deux diverticules latéraux qui sont les premiers rudiments d'une nouvelle branchie.

Au voisinage immédiat de cette dernière, se voit un très léger diverticule œsophagien qui s'allonge progressivement les jours suivants et représente un nouvel estomac E^3 et un nouvel intestin (fig. 7, 8 et 9, 31 août matin).

D'autre part, les tubes épicardiques après avoir laissé détacher la nouvelle branchie O^3, engendrent un nouveau cœur c^{III} qui a commencé à battre presque aussitôt qu'il a été isolé, et avant même que les autres organes fussent complètement développés.

Enfin un autre rectum r^5 s'allonge en forme de diverticule sur le rectum maternel r^3.

Vers le cinquième jour qui suit la bipartition de l'ascidiozoïde O^2 O^3 (31 août au matin), tous ces nouveaux organes entrent en activité fonctionnelle (fig. 9) :

La nouvelle branchie O^5, bien qu'encore de faible taille, est ouverte à l'extérieur et est fixée par son œsophage sur celui du parent.

La nouvelle masse viscérale E^3 s'ouvre d'une part dans l'œsophage de O^3, là où s'est formé le diverticule primitif qui lui a donné naissance, un peu plus haut que le débouché de l'œsophage de O^5, tandis que son autre extrémité, c'est-à-dire l'intestin, débouche à l'origine du rectum r^3 de O^3, un peu au-delà de l'embranchement des deux rectums r^3 et r^5.

Il s'est ainsi constitué un *ascidiozoïde bithoracique et biventrique* O^3 O^5 entièrement comparable à celui qui a été décrit précédemment (fig. 6) et dont les différentes parties présentent exactement les mêmes connexions.

Sa durée fut d'environ deux jours (31 août au 2 septembre matin), pendant lesquels la nouvelle branchie O^5 continua de grandir et atteignit sa taille définitive.

§ 2. — *Dédoublement de l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique* O^3 O^5 *en deux ascidiozoïdes monothoraciques* O^3 *et* O^5. — Au bout de ce temps, l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique O^3 O^5 se *dédouble en deux autres ascidiozoïdes monothoraciques* O^3 et O^5 absolument indépendants, et possédant chacun leur branchie, leur anse digestive, leur cœur et leurs deux tubes épicardiques.

La scission se fait exactement comme dans le cas précédemment décrit :

1° *L'ancien thorax* O^3 (branchie, œsophage et rectum r^3) reste associé avec *la masse viscérale nouvellement constituée*, c'est-à-dire avec le nouvel estomac E^3 et le nouvel intestin, dans l'anse desquels persiste également le cœur de nouvelle formation c^{111}; l'intestin s'ouvre dans l'ancien rectum r^3 qui avait pris naissance en même temps que la branchie O^3.

2° *Le nouveau thorax* O^5, c'est-à-dire la nouvelle branchie O^5 accompagnée du nouveau rectum r^5, reste associé avec la *vieille masse viscérale* qui avait appartenu antérieurement à l'ascidiozoïde monothoracique O^2 (fig. 5 et 4) et plus antérieurement encore à l'ascidiozoïde bithoracique O^1 O^2 (fig. 3), qui le tenait lui-même de son ascendant, l'oozoïde (fig. 1).

Tout se ramène, comme dans le dédoublement du premier ascidiozoïde bithoracique et biventrique précédemment décrit (fig. 6), à un renouvellement partiel de l'ascidiozoïde simple O^3 (fig. 7), dont le thorax prend une nouvelle masse viscérale et abandonne la sienne qu'il lègue au thorax de nouvelle formation.

Ici s'arrêtent mes observations sur les deux ascidiozoïdes monothoraciques O^3 et O^5 provenant de ce dédoublement (fig. 10).

Je note seulement chez eux le commencement de différenciation des tubes épicardiques *e* qui doit aboutir comme d'habitude à la formation d'une nouvelle branchie ; les choses sont un peu plus avancées chez l'ascidiozoïde O^5, où les tubes épicardiques constituent déjà une petite vésicule centrale O^7, accompagnée de deux autres latérales qui sont les futurs sacs péribranchiaux.

De plus l'œsophage de chacun de ces deux ascidiozoïdes présente un très léger diverticule *d*, qui est vraisemblablement la première ébauche d'une nouvelle anse digestive.

Résumé. — Les différents ascidiozoïdes issus de l'oozoïde O^1 *depuis sa fixation* (du 11 août jusqu'au 2 septembre), c'est-à-dire pendant les vingt-deux jours qu'ont duré ces observations, peuvent se résumer de la façon suivante :

(1) Monothoracique $O^1 E^1$ — bithoracique $O^1 E^1 O^2$ — monoth. $E^1 O^2$ — bithor. et biventrique $E^1 O^2 O^3 E^2$ < monoth. $O^2 E^2$ — (A) / monoth. $O^3 E^1$ — (B)

(A) Bith. $O^2 E^3 O^4$ — monoth. $E^2 O^4$ — bith. $E^2 O^4 O^6$ — monoth. $E^2 O^6$.

(B) Bithor. et biventrique. $O^3 E^1 O^5 E^3$ < monoth. $O^3 E^3$ / monoth. $O^5 E^1$

Au total, pendant les vingt-deux jours qui ont suivi sa fixation l'oozoïde a engendré douze autres formes successives, soit monothoraciques, soit bithoraciques, soit à la fois bithoraciques et biventriques. Chaque nouvel ascidiozoïde était toujours constitué à la fois *par des organes nouveaux, thorax ou masse viscérale, associés à des organes plus anciens ayant appartenu à ses ascendants.*

A ce chiffre de douze, il convient naturellement d'ajouter le premier

(1) Je désigne chaque ascidiozoïde par l'ensemble de son thorax et de sa masse viscérale; ainsi l'ascidiozoïde $O^1 E^1$ est formé par le thorax O^1 et l'anse digestive E^1, etc.

Lire le présent résumé de la façon suivante : L'oozoïde monothoracique formé par le thorax O^1 et la masse viscérale E^1, devient ensuite bithoracique par la formation d'un nouveau thorax O^2 qui s'ajoute aux premiers organes $O^1 E^1$; — puis celui-ci devient ensuite monothoracique $E^1 O^2$ par la régression du vieux thorax O^1 ; — $E^1 O^2$ devient bithoracique et biventrique en bourgeonnant un nouveau thorax O^3 et une nouvelle masse viscérale E^2 ; — celui-ci se dédouble en deux monothoraciques $O^2 E^2$ et $O^3 E^1$ avec échange des masses viscérales, etc.

ascidiozoïde monothoracique B^1 (fig. 1), que l'oozoïde avait engendré avant l'éclosion, pendant la période embryonnaire.

II. — EVOLUTION DU PREMIER BLASTOZOÏDE DE LA LARVE

Suivons maintenant l'évolution du premier ascidiozoïde B^1 (fig. 1) engendré par l'oozoïde durant la période embryonnaire et qui accompagne cet oozoïde au moment de l'éclosion.

§ 1.—*Transformation de l'ascidiozoïde monothoracique B^1 en un ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^1 B^2.* — La blastogénèse apparaît chez cet ascidiozoïde même avant l'éclosion et j'ai rappelé précédemment (p. 10) que j'avais exposé dans une communication antérieure (1898) l'origine des premières ébauches bourgeonnées par cet ascidiozoïde.

Dès les premiers jours qui suivent la fixation de la larve, les rudiments des nouveaux bourgeons sont un peu plus développés et très visibles *in toto* (fig. 1). Ce sont d'abord les deux tubes épicardiques *e* qui commencent à se fusionner à l'une de leurs extrémités pour donner un nouveau sac branchial ; puis un diverticule œsophagien *d* qui va croître progressivement et se différencier en une nouvelle anse digestive (estomac et intestin).

Le septième jour qui suit la fixation de la larve (18 août), le bourgeonnement de l'ascidiozoïde B^1 a abouti à la formation de tous les organes constitutifs d'un ascidiozoïde simple complet. Seulement tous les nouveaux organes sont encore en connexion avec ceux de l'ascidiozoïde bourgeonnant et l'ensemble constitue un ascidiozoïde bithoracique et biventrique (fig. 11) :

1° La nouvelle branchie O^2 qui est encore de faibles dimensions et dont la bouche n'est pas encore ouverte, s'est embranchée par son œsophage sur celui du parent B^1 ;

2° Le nouvel estomac E^2 continue de s'ouvrir dans l'œsophage maternel, au point où il a pris naissance ; à l'extrémité opposée, il s'allonge pour former le futur intestin qui, à ce moment, est encore fermé en cul-de-sac ;

3° Un nouveau rectum r^2 s'est développé sur celui du parent r^1, avec lequel il est encore en communication ;

4° Enfin les deux tubes épicardiques viennent d'engendrer un nouveau cœur c^{11}, qui s'est logé dans la courbure de la nouvelle anse digestive E^2 et dont les contractions existent déjà à ce moment, bien que les autres parties nouvellement bourgeonnées ne soient pas encore en activité fonctionnelle.

Le lendemain, la nouvelle branchie O^2 est beaucoup plus grande et ouvre son siphon à l'extérieur (fig. 12) et toutes les parties du nouvel ascidiozoïde bithoracique et biventrique sont en activité : le nouvel estomac E^2 est embranché par un court conduit sur l'œsophage maternel, tandis que le nouvel intestin r^2 qui fait suite à cet estomac débouche dans le rectum maternel r^1, un peu au-dessus du point de jonction de ce dernier avec le nouveau rectum r^2.

Au microscope, on peut suivre la marche des fèces chez ce singulier organisme : celles qui sortent de l'ancien estomac E^1 et de l'ancien intestin r^1 s'échappent au dehors par le premier rectum qu'elles rencontrent sur leur chemin, c'est-à-dire par le nouveau rectum r^2 adjacent à la nouvelle branchie B^2. Au contraire, celles qui se forment dans la nouvelle anse digestive E^2 et i^2 tombent dans le vieux rectum r^1 et continuent leur marche en avant pour s'échapper par l'orifice de ce dernier, sans jamais revenir en arrière pour s'engager dans le nouveau rectum r^2.

Toutefois, malgré les connexions de ces divers organes, le nouveau cœur c^{11} n'associe pas ses contractions avec l'ancien c^1 ; les renversements de la circulation n'ont pas lieu simultanément et ce n'est que par intervalles, parfois assez éloignés, que les battements se font dans le même sens : en d'autres termes, les deux cœurs jouissent d'une indépendance complète.

A peu de distance de chacun d'eux se trouvent deux tubes épicardiques e, provenant du sectionnement de l'épicarde que portait l'ascidiozoïde monothoracique B^1 (fig. 1).

Cette association physiologique d'anciens organes avec des nou-

veaux que j'ai observée maintes fois chez les ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques, nous donnera l'explication des processus suivant lesquels ces ascidiozoïdes se subdivisent ultérieurement chacun en deux ascidiozoïdes monothoraciques (p. 53).

§ 2. — *Dédoublement de l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^1 B^2 en deux autres monothoraciques B^1 et B^2.* — L'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^1 B^2 reste ainsi en activité pendant un jour et demi environ (20 août matin au 21 août soir), après quoi, dans l'espace de quelques heures, il se dédouble en deux ascidiozoïdes monothoraciques B^1 et B^2 (fig. 13) par le même procédé que j'ai exposé chez les ascidiozoïdes précédents de même nature. C'est-à-dire que *le plus vieux thorax B^1* (rectum r^1 et branchie B^1) *abandonne sa vieille masse viscérale et reste associé à la nouvelle* (estomac E^2, intestin i^2 et cœur c^{11}) *qui vient d'être bourgeonnée quelques jours auparavant; le nouveau thorax B^2* (branchie B^2, œsophage, rectum r^2), *reste au contraire associé avec la vieille masse viscérale* (estomac E^1, intestin i^1, cœur c^1) *qui avait appartenu primitivement à l'ancien thorax B^1.*

Suivons maintenant l'évolution de chacun de ces deux ascidiozoïdes monothoraciques.

§ 3. — *Évolution de l'ascidiozoïde monothoracique B^1.*

I. — *Sa transformation en ascidiozoïde bithoracique B^1 B^2.* — Cet ascidiozoïde bourgeonne rapidement un nouveau thorax ; la nouvelle branchie B^3 qu'il engendre (fig. 13) (22 août) montre déjà ses premiers stigmates vingt-quatre heures après la bipartition de l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique ; puis c'est un nouveau rectum r^3 qui se développe sur l'ancien rectum r^1.

L'œsophage présente de son côté un petit diverticule *d* (fig. 13) qui occupe l'emplacement du diverticule œsophagien par lequel débutent les nouvelles anses digestives ; mais il n'existe plus au moment où la jeune branchie B^3 se montre greffée par son œsophage sur celui de B^1. S'est-il atrophié ou s'est-il soudé avec la base de la jeune

branchie B^3 pour prendre part à la formation de l'œsophage de cette dernière ? Je n'ai pu élucider le rôle de ce diverticule, pas plus dans ce cas que dans les autres cas semblables que j'ai déjà signalés.

Ne serait-ce pas le premier rudiment d'un bourgeon viscéral (estomac et intestin) qui se serait atrophié accidentellement et qui, s'il se fût développé, eût concouru à la formation d'un ascidiozoïde bithoracique et biventrique ?

Vingt-quatre heures plus tard environ, la nouvelle branchie B^3, bien que n'ayant guère encore que le quart de la taille adulte, ouvre son siphon buccal à l'extérieur et l'ascidiozoïde monothoracique B^1 se trouve ainsi transformé en un ascidiozoïde bithoracique B^1 B^3.

II. — *Transformation de l'ascidiozoïde bithoracique B^1 B^3 en monothoracique B^3.* - Ce dernier vit dans ces conditions de 15 à 18 heures. Le vieux thorax (branchie B^1, œsophage et rectum r^1) entre alors en régression et laisse le nouveau thorax (branchie B^3, œsophage et rectum r^3) seul en connexion avec la masse viscérale existante ; de la sorte, l'ascidiozoïde bithoracique B^1 B^3 se trouve remplacé par un ascidiozoïde monothoracique B^3 ; le phénomène se ramène en somme à une régénération du thorax de l'ascidiozoïde monothoracique primitif B^1.

La figure 14 représente le nouvel ascidiozoïde monothoracique B^3 environ 18 heures après le commencement de la régression de l'ancien thorax B^1 (24 août au matin).

III. — *Transformation de l'ascidiozoïde monothoracique B^3 en bithoracique B^3 B^5.* — L'ascidiozoïde B^3 bourgeonne exactement comme son ascendant B^1, c'est-à-dire qu'il régénère son thorax en quelques jours. La nouvelle branchie B^5 apparaît de très bonne heure, alors que les restes de l'ancien thorax B^1 ne sont pas encore entièrement disparus. Au moment où ceux-ci ont totalement régressé (26 août, au matin) la nouvelle branchie B^5 montre ses premiers stigmates (fig. 15) et à son voisinage se trouve un diverticule œsophagien *d* rappelant exactement celui que j'ai décrit chez l'ascidiozoïde précédent

B^1 (fig. 13) et dont je n'ai pas pu davantage observer le développement ultérieur.

A côté de lui, s'en trouve un autre r^5 (fig. 15) qui est envoyé par le rectum r^3 de l'ascidiozoïde et qui représente le rectum du nouveau thorax en formation.

La figure 17 représente l'ascidiozoïde au moment où le nouveau thorax B^5 est sur le point d'entrer en activité fonctionnelle et où par conséquent l'*ascidiozoïde monothoracique B^3 est devenu bithoracique.*

IV. — *Transformation de l'ascidiozoïde bithoracique B^3 B^5 en monothoracique B^5.* — La durée de ce nouvel organisme a été sensiblement la même que celle des autres ascidiozoïdes de même catégorie, c'est à dire de quinze à dix-huit heures. Au bout de ce temps, le plus vieux des deux thorax (branchie B^3, œsophage et rectum r^3) entre en régression (fig. 19) et l'ancien ascidiozoïde bithoracique B^3 B^5 de la figure 17 fait place à un ascidiozoïde monothoracique (fig. 19). Celui-ci est formé, comme tous les ascidiozoïdes de cette nature, par le nouveau thorax B^5 (branchie B^5, œsophage et rectum r^5) qui reste associé à l'ancienne masse viscérale et aux deux tubes épicardiques *e*.

Là s'arrêtent mes observations sur cette première lignée d'ascidiozoïdes descendant de l'ascidiozoïde monothoracique B^1 qui accompagnait l'oozoïde à l'éclosion.

Depuis la fixation de la larve, c'est-à-dire du 11 août jusqu'au 2 septembre, jour où prennent fin les présentes observations, cet ascidiozoïde B^1 est devenu successivement :

1° Un ascidiozoïde *bithoracique* et *biventrique* B^1 B^2, (fig. 11 et 12) qui s'est dédoublé ensuite en *deux ascidiozoïdes monothoraciques* B^1 et B^2 (fig. 13).

2° L'ascidiozoïde monothoracique B^1, dont nous venons d'étudier l'évolution, est devenu ensuite *bithoracique* B^1 B^3, puis *monothoracique* B^3 par perte de son plus vieux thorax B^1 (fig. 14 et 15).

Il est redevenu de nouveau *bithoracique* en bourgeonnant un

nouveau thorax (B^3 B^5, fig. 17 et 19), et finalement monothoracique B^5 à la suite de la régression du plus vieux thorax B^3.

Depuis le moment (21 août) où l'ascidiozoïde monothoracique B^1 s'est séparé de l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^1 B^2 de la fig. 12, jusqu'au 2 septembre, c'est-à-dire pendant un intervalle de douze jours, il a donc engendré quatre individus successifs qui ont été alternativement bithoraciques et monothoraciques (fig. 12 à 19).

§ 4. — *Évolution de l'ascidiozoïde monothoracique B^2.*

Nous avons laissé l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^1 B^2 (fig. 12) au moment où il venait de se dédoubler en deux autres monothoraciques B^1 et B^2 (fig. 13) ; nous venons de suivre l'évolution ultérieure du premier de ces ascidiozoïdes B^1 ; suivons maintenant celle du second ascidiozoïde B^2 (fig. 13).

I. — *Transformation de l'ascidiozoïde monothoracique B^2 en ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^2 B^4.* — Tandis que B^1 n'a fait que régénérer son thorax, l'ascidiozoïde B^2 bourgeonne d'une façon plus complète et est *le point de départ d'une série d'ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques* qui se dédoublent ensuite par le processus général que nous avons déjà décrit à diverses reprises.

Les figures 13 à 19 représentent l'évolution de cet ascidiozoïde.

Les premières traces du bourgeonnement de B^2 apparaissent de bonne heure, quand il est encore associé avec B^1 à l'état d'ascidiozoïde bithoracique et biventrique (fig. 12).

Son œsophage présente en effet un petit diverticule *d* (fig. 12) qui un peu plus tard, prend deux boursouflures (E^3, fig. 13) qui se différencient progressivement en un nouvel estomac E^3, suivi d'un nouvel intestin qui, à la fin, va s'ouvrir dans le rectum maternel r^2 (fig. 14 et 15).

Pendant ce temps l'épicarde *e* (fig. 12) engendre, par le procédé ordinaire, une nouvelle branchie B^4 (fig. 13 et 14) terminée par un œsophage qui va s'ouvrir secondairement dans celui de l'ascidiozoïde primitif B^2 (fig. 14).

Un autre cœur c^{111}, comme toujours d'origine épicardique, se développe dans la nouvelle anse digestive.

Enfin un nouveau rectum r^4 se forme à l'aide d'un diverticule envoyé par le rectum maternel r^2.

Ces nouveaux organes se développent dans un temps relativement court : c'est le 21 août, au soir, que l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^1 B^2 (fig. 13) s'est dédoublé en deux monothoraciques et le 25, au milieu de la journée, la nouvelle branchie B^4, bien qu'encore de faible taille, ouvre son siphon buccal à l'extérieur et les cils vibratiles de ses stigmates entrent en mouvement. Le lendemain, (26 août, soir) le nouvel ascidiozoïde bithoracique et biventrique est dans tout son épanouissement (fig. 15).

Les connexions de ses différentes parties sont exactement les mêmes que chez les différents ascidiozoïdes de la même catégorie que j'ai décrits précédemment, et je constate encore à diverses reprises que les fèces provenant du vieil estomac E^1 s'engagent dans le nouveau rectum r^4 (fig. 15) adjacent à la nouvelle branchie B^4, tandis que celles qui se forment dans le nouvel estomac E^3 sont expulsées par l'ancien rectum r^2. Bien que tous les organes, anciens et nouveaux, soient en communication les uns avec les autres, le nouveau thorax B^4 et r^4 est donc associé physiologiquement avec l'ancienne masse viscérale E^1, tandis que l'ancien thorax B^2 et r^2 est associé physiologiquement avec la masse viscérale E^2 nouvellement bourgeonnée.

Pour compléter la description de cet ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^2 B^4, ajoutons que les deux œsophages présentent chacun un léger diverticule *d* qui est le premier rudiment d'une nouvelle anse digestive, et que chacune des deux anses intestinales E^3 et E^1 est accompagnée de deux tubes épicardiques provenant de la scission de ceux que possédait l'ascidiozoïde monothoracique B^2 avant qu'il ne se transformât en ascidiozoïde bithoracique et biventrique.

Chez ce dernier, chaque épicarde a même engendré déjà un autre petit sac branchial B^6 et B^8.

II. — *Dédoublement de l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^2 B^4 en deux monothoraciques B^2 et B^4.* — Cet ascidiozoïde B^2 B^4 vécut ainsi pendant un jour et demi environ (25 août soir, 27 août matin) : la nouvelle branchie B^4 était devenue aussi volumineuse que l'ancienne B^2.

Après quoi, il se dédouble en deux ascidiozoïdes monothoraciques B^2 et B^4, par le procédé général déjà décrit antérieurement à savoir (fig. 16) :

1° L'ancienne branchie B^2 accompagnée de son œsophage et de son rectum r^2, reste associée à la masse viscérale nouvellement bourgeonnée [estomac E^3, intestin et cœur c^{III}] :

2° Le nouveau thorax [branchie B^4, œsophage et rectum r^4] reste associé avec la vieille masse viscérale (estomac E^1, intestin et cœur c^1) qui avait appartenu antérieurement à l'ascidiozoïde monothoracique B^2 (fig. 13), lequel le tenait lui-même de ses ancêtres directs.

Suivons maintenant l'évolution de ces deux ascidiozoïdes simples B^2 et B^4.

III. — *Evolution de l'ascidiozoïde B^2. — Sa transformation en ascidiozoïde bithoracique B^2 B^6.* — L'ascidiozoïde B^2 bourgeonne un nouveau thorax dont la branchie B^6 apparaît déjà quand il est encore à l'état d'ascidiozoïde bithoracique et biventrique (fig. 15); un nouveau rectum r^6 se forme, suivant la loi générale, par un diverticule du rectum maternel r^2. Le diverticule œsophagien d qui existait deux jours auparavant (fig. 15) n'est plus visible, soit qu'il ait subi une atrophie accidentelle, soit qu'il se soit soudé avec la base de la nouvelle branchie B^6 pour contribuer à la formation de l'œsophage de cette dernière; en tout cas, il ne se forme pas une nouvelle anse digestive chez cet ascidiozoïde monothoracique B^2, qui devient tout simplement un *ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^2 B^6.*

Seulement, le nouveau thorax n'a pas atteint tout son développement et la nouvelle branchie B^6 n'est pas encore ouverte à l'extérieur.

que déjà l'ancien thorax B^2 (branchie B^2, œsophage et rectum r^2) entre en régression (fig. 17, 28 août); cette dégénérescence prématurée doit être accidentelle, car dans tous les autres ascidiozoïdes bithoraciques j'ai toujours vu les deux thorax fonctionner simultanément pendant un certain temps (en moyenne, de 15 à 18 heures).

Toutefois, dès le lendemain (29 août), la nouvelle branchie B^6 s'ouvre à l'extérieur et l'ancien ascidiozoïde monothoracique B^2 (fig. 16) se trouve remplacé par un autre de même nature B^6, à la suite d'une régénération du thorax.

La figure 18 représente cet ascidiozoïde 24 heures après que sa branchie est entrée en activité (30 août); la régression de l'ancien thorax B^2 n'est pas encore achevée.

La figure 19 le représente comptant deux jours de plus (1er septembre); sa branchie est alors en plein épanouissement.

Ici s'arrêtent mes observations sur cet ascidiozoïde.

IV. — *Evolution de l'ascidiozoïde monothoracique B^4. — Sa transformation en ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^4 B^8.* — L'ascidiozoïde monothoracique B^4 provenant comme B^2 du dédoublement de l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^2 B^4 (fig. 15), est le siège d'un bourgeonnement complet, c'est-à-dire qu'il engendre tous les organes d'un ascidiozoïde monothoracique entier, à savoir :

1° Il forme d'abord une nouvelle branchie B^8 (fig. 16), puis un nouveau rectum r^8 se développe sur celui du parent r^4 (fig. 17);

2° Un diverticule œsophagien E^4 (fig. 18) engendre une nouvelle anse digestive (estomac et intestin);

3° Enfin l'épicarde laisse détacher un autre cœur c^{IV} qui se loge dans la nouvelle anse digestive.

La différenciation totale de ces nouveaux organes se fait avec la même rapidité que chez les autres ascidiozoïdes de même catégorie étudiés précédemment, c'est-à-dire en quatre jours environ.

C'est le 27 août que s'était produit le dédoublement de l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^2 B^4 (fig. 16), et le 1er septembre

l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^4 B^8 (fig. 19) engendré par l'ascidiozoïde simple B^4, entrait en activité fonctionnelle.

Il est très probable qu'il s'est dédoublé ultérieurement en deux autres ascidiozoïdes simples B^4 et B^8 par le même procédé que ceux de la même catégorie que nous avons étudiés précédemment; mais mes observations sur la colonie se sont bornées là (2 septembre).

Résumé. — Les divers ascidiozoïdes issus de l'ascidiozoïde monothoracique B^1 (fig. 1) depuis la fixation de la larve (11 août) jusqu'au 2 septembre, c'est-à-dire pendant les vingt-deux jours qu'ont duré mes observations, peuvent se résumer de la façon suivante[1] :

Monoth. $B^1 E^1$ — bithor. et biv. $B^1 E^1 B^2 E^2$ < monoth. $B^1 E^2$ — bithor. $B^1 E^2 B^3$ (A); monoth. $B^2 E^1$ — bithor. (B)

(A) Monoth. $B^3 E^2$ — bith. $B^3 E^2 B^5$ — monoth. $B^5 E^2$

(B) et biv. $B^2 E^1 B^4 E^3$ < monoth. $B^2 E^3$ — bithor. $B^2 E^3 B^6$; monoth. $B^4 E^1$ — bith. et biv. $B^4 E^1 B^8 E^4$ < monoth. $B^4 E^4$; monoth. $B^8 E^1$

Au total, pendant les vingt-deux jours qui ont suivi la fixation de la larve, le premier blastozoïde B^1 que l'oozoïde avait bourgeonné pendant la période embryonnaire et qui l'accompagnait à l'éclosion (fig. 1), a engendré lui-même, de son côté, quatorze organismes successifs, soit monothoraciques, soit bithoraciques, soit à la fois bithoraciques et biventriques ; dans la constitution de chacun de ces ascidiozoïdes il entrait toujours des organes nouveaux, thorax ou masse viscérale, associés à des organes plus anciens ayant appartenu antérieurement à ses ascendants.

Le nombre total des ascidiozoïdes dérivés de l'œuf pendant cette même période s'établit ainsi : 1° l'oozoïde ; — 2° son premier blastozoïde B^1 ; — 3° les douze autres ascidiozoïdes engendrés par l'oozoïde une fois que celui-ci se fut séparé de son premier blastozoïde

[1] Je désigne chaque ascidiozoïde par son thorax $B^1 B^2$, ...et par sa masse viscérale $E^1 E^2$...
Lire le résumé comme suit : L'ascidiozoïde monothoracique constitué par le thorax B^1 et la masse viscérale E^1 (fig. 1) devient ensuite un ascid. bithoracique et biventrique $B^1 E^1 B^2 E^2$ par le bourgeonnement d'un nouveau thorax B^2 et d'une autre masse viscérale E^2. — Celui-ci se dédouble en deux monothoraciques $B^1 E^2$ et $B^2 E^1$ avec échange des masses viscérales; le premier devient bith. $B^1 E^2 B^3$ puis monothoracique $E^2 B^3$ par régression du vieux thorax B^1, et ainsi de suite.

B^1 (p. 22); — 4° enfin les quatorze ascidiozoïdes engendrés par le premier blastozoïde B^1 une fois qu'il s'est trouvé séparé de l'oozoïde. Total 28.

III. — MORPHOGÉNIE GÉNÉRALE DE LA COLONIE

Maintenant que nous avons étudié en particulier l'évolution de chacun des deux ascidiozoïdes dont se compose la larve à l'éclosion, nous allons suivre les formes successives que prend l'ensemble de la jeune colonie au cours des régressions et des bourgeonnements dont elle est le siège.

Je veux également montrer *la multiplication progressive des ampoules vasculaires* dont il n'a pas été question précédemment et dont les rapports réciproques n'ont jamais été bien indiqués ; contrairement à ce qui s'observe chez d'autres Ascidies composées, les Botryllidés, par exemple, où les vaisseaux coloniaux partis de chaque ascidiozoïde s'anastomosent avec ceux des voisins et forment un réseau colonial parfois très complexe, chez les Diplosomes, il part de chaque ascidiozoïde une touffe de vaisseaux sanguins qui s'étendent parfois très loin dans la tunique où ils se terminent par de grandes ampoules vasculaires, ayant beaucoup de ressemblance avec celles de certaines espèces de Botrylles, mais je ne les ai jamais vus s'anastomoser avec ceux des ascidiozoïdes voisins. Lahille (1887) n'a jamais vu non plus d'anastomoses dans les colonies isolées qu'il a observées.

Les figures 1 (pl. I), 28, 29, 30 (pl. VII) et la figure 32 (pl. VIII), représentent les aspects successifs de la jeune colonie étudiée précédemment en détail, au cours d'une période de vingt-deux jours, depuis le onze août, époque de la fixation de la larve, jusqu'au 2 septembre [1].

1. — Au moment de sa fixation (fig. 1), la larve ne possède encore que quatre ampoules vasculaires, longuement pédonculées ;

[1] Les cloaques communs percés dans la tunique et saillants à sa surface comme autant de petites cheminées, n'ont pas été représentés sur ces figures.

elles appartiennent toutes les quatre à l'oozoïde, dans les cavités sanguines duquel elles s'ouvrent par leurs pédicules étroits. Le premier blastozoïde B^1 en est encore dépourvu. Leurs extrémités s'étalent avec la plus grande facilité sur les lames porte-objets servant de support aux colonies ; elles se portent tout à fait à la périphérie, en refoulant légèrement la tunique qui se développe abondamment autour d'elles.

Bien épanouies, elles ressemblent étonnamment à celles de certaines espèces de Botrylles ; mais elles se rétractent avec la plus grande facilité et prennent à ce moment des formes et un calibre très variables.

Sur les différentes figures que je donne de l'ensemble de la colonie, elles ont toujours été représentées dans leur complet épanouissement.

J'ai montré depuis longtemps (1891) que ces ampoules ne constituent jamais que des réservoirs sanguins et qu'à aucun moment elles n'évoluent en nouveaux ascidiozoïdes comme l'avaient supposé les premiers ascidiologues : les présentes observations, qui ont porté sur une période d'une assez longue durée, confirment mes premiers résultats.

II. — La figure 28 (pl. VII) représente la même colonie treize jours après la fixation de la larve (24 août au matin). Elle se compose à ce moment de trois ascidiozoïdes en activité fonctionnelle. Ce sont :

1° *L'ascidiozoïde* O^2 accompagné d'une jeune branchie O^3 et issu de l'oozoïde O^1 qui a maintenant complètement disparu. C'est le même qui est représenté en détail à la figure 5 (pl. I).

Ses ampoules vasculaires sont maintenant au nombre de sept : les trois nouvelles se sont développées comme les premières par des extroflexions des parois des cavités sanguines maternelles ou par des diverticules des vaisseaux sanguins déjà existants.

2° *L'ascidiozoïde* B^3, qui est encore de très petite taille, venant seulement de s'ouvrir à l'extérieur ; il présente encore à son voisinage les vestiges du thorax de son ascendant B^1. Une ampoule vasculaire

vient de se développer sous cet ascidiozoïde. C'est le même qui est représenté en détail à la figure 14 (pl. III).

3° *L'ascidiozoïde* B^2 a la taille adulte et est accompagné d'un nouveau thorax B^4 et d'un nouvel abdomen encore embryonnaire qui en fera un peu plus tard un ascidiozoïde bithoracique et biventrique. C'est le même qui est représenté en détail à la figure 14 (pl. III).

Il possède quatre ampoules vasculaires largement étalées qui manquaient totalement chez son ascendant B^1, quand ce dernier existait seul avec l'oozoïde au moment de l'éclosion (fig. 1.).

III. — La figure 29 (pl. VII), représente l'ensemble de la colonie environ trente heures plus tard (26 août au soir).

Elle se compose alors de deux ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques, et d'un ascidiozoïde monothoracique, à savoir :

1° *L'ascidiozoïde bithoracique et biventrique* O^2 O^3 dont la branchie O^3, au stade précédent, était encore très rudimentaire.

2° *L'ascidiozoïde monothoracique* B^3 absolument indépendant des deux autres ; le thorax B^1 de son ascendant a maintenant complètement disparu ;

3° *L'ascidiozoïde bithoracique et biventrique* B^2 B^4 qui est maintenant en plein épanouissement, avec sa nouvelle branchie B^4 qui est presque aussi grande que la première B^2.

Le nombre des ampoules vasculaires a peu varié : le monothoracique B^3 seul en a pris une de plus ; mais leur emplacement a subi d'assez notables variations ; leurs extrémites renflées se rétractent assez facilement et quand elles s'étalent de nouveau elles ne prennent pas toujours la direction qu'elles avaient antérieurement. En tout cas, la plupart se dirigent toujours vers la périphérie du cormus, et c'est autour de leurs renflements terminaux qu'il se fait une abondante production de tunicine nouvelle.

IV. — La figure 30 (pl. VII) représente la même colonie trois jours plus tard (29 août).

Elle s'est très agrandie par suite du dédoublement des deux ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques O^2 O^3 et B^2 B^4 du stade précédent, ce qui porte à cinq le nombre de ses individus. Ce sont :

1° *Les deux ascidiozoïdes monothoraciques O^2 et O^3* provenant du dédoublement de l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique O^2 O^3 ; les deux branchies présentent leur maximum de développement ; à eux deux ils possèdent huit ampoules vasculaires, c'est-à-dire une de plus qu'au stade précédent. Ce sont les deux mêmes ascidiozoïdes qui sont représentés en détail aux figures 7 et 8 (pl. II).

2° *L'ascidiozoïde monothoracique* B^3 dont la branchie présente maintenant sa taille maximum ; il est accompagné d'une nouvelle branchie rudimentaire B^5 et possède les mêmes ampoules vasculaires qu'au stade précédent.

3° Enfin *deux ascidiozoïdes monothoraciques* qui proviennent du dédoublement de l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^2 B^4 du stade précédent. Seulement le premier B^2 a son thorax déjà en régression ; il est remplacé par un autre thorax B^6 dont la branchie est encore de faible taille et possède deux ampoules vasculaires.

L'autre, B^4, est en plein épanouissement et porte les rudiments d'un nouveau thorax B^8 ; il a conservé les quatre ampoules vasculaires de son ascendant.

Le nombre total des ampoules vasculaires de la jeune colonie est maintenant de 18 au lieu des quatre que possédait la larve à l'éclosion ; elles ne forment pas de réseau et partent par bouquets des cavités sanguines de chaque ascidiozoïde.

V. — La figure 32 (pl. VIII) représente la colonie encore trois jours plus tard (1er septembre).

Elle a gagné considérablement en surface bien que le nombre de ses ascidiozoïdes adultes n'ait pas varié ; mais ce ne sont pas tous les mêmes qu'au stade précédent. On y trouve :

1° *L'ascidiozoïde bithoracique et biventrique* O^3 O^5 tout nouvelle-

ment constitué aux dépens de l'ascidiozoïde monothoracique O^3 du stade précédent. C'est le même qui est représenté en détail à la fig. 9, pl. II. Il possède les huit ampoules vasculaires qu'avait son ascendant.

2° *L'ascidiozoïde monothoracique* O^4 qui a succédé à l'ascidiozoïde monothoracique O^2 dont le thorax est encore à ce moment en voie de régression. Il a maintenant trois ampoules vasculaires au lieu de deux.

3° *L'ascidiozoïde monothoracique* B^6 dont la branchie a maintenant atteint la taille adulte et possède cinq ampoules vasculaires au lieu des deux qu'il avait au stade précédent.

4° *L'ascidiozoïde monothoracique* B^5 qui vient de remplacer B^3 dont le thorax est en régression ; il possède une ampoule vasculaire de plus qu'au stade précédent (trois au lieu de deux).

5° Enfin *l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique* B^4 B^8 dont la nouvelle branchie B^8 est encore de faible dimension. Il possède également une ampoule vasculaire de plus qu'au stade précédent (cinq au lieu de quatre). C'est le même qui est représenté en détail à la fig. 19, pl. IV.

Au total la jeune colonie possède vingt-quatre ampoules vasculaires au lieu de dix-huit qu'elle avait trois jours auparavant.

Non seulement la colonie a à peu près doublé de surface, mais sa tunique commune présente un étranglement qui s'est accentué progressivement les jours suivants et a fini par diviser le cormus en deux parties absolument distinctes. De semblables exemples de dissociation ne sont pas rares ; j'en ai observé très fréquemment sur des colonies un peu étendues que je faisais vivre sur des plaques de verre ; elles se découpaient, à des intervalles parfois assez rapprochés, en plusieurs tronçons absolument indépendants sur les bords desquels la tunique envoyait de nombreux prolongements effilés ; ceux-ci renfermaient généralement chacun une ampoule vasculaire autour de laquelle la substance tunicière se multipliait abondamment.

Sur les zostères, qu'affectionnent particulièrement les Diplosomes,

on trouve très fréquemment de toutes petites colonies situées au voisinage immédiat de plus grandes, vers lesquelles elles envoient des traînées effilées de tunicine ; ces petites colonies se sont détachées des plus grandes par étranglement, comme dans l'exemple de la colonie que nous étudions ici.

Au cours de ces différentes transformations, je n'ai jamais vu les tubes vasculaires d'un ascidiozoïde se souder avec ceux d'un individu voisin. Chaque ascidiozoïde est pourvu d'une touffe de petits vaisseaux plus ou moins nombreux, parfois bifurqués, partant des lacunes sanguines abdominales et rayonnant dans l'intérieur de la tunique, mais ne possédant jamais de connexions avec ceux des autres individus. Une colonie est donc bien, comme le disait Lahille (1887), un simple agrégat d'ascidiozoïdes.

§ *Concrescence des larves.* — Des jeunes colonies peuvent présenter, au moins momentanément, des étranglements dont la cause est toute différente de celle que nous venons d'exposer : on trouve assez fréquemment, en effet, des petites colonies qui sont constituées par deux ou par un plus grand nombre de larves que le hasard a fait fixer côte à côte et dont les tuniques plastiques, en s'étendant progressivement, ont fini par se rejoindre et par entrer en coalescence.

J'en ai vu de nombreux exemples sur les lames de verre au-dessus desquelles j'élevais des colonies au moment de la ponte.

La figure 31, pl. VIII, représente une de ces jeunes colonies formée par la soudure de deux larves ; elles ont été dessinées vingt-quatre heures après leur fixation. Les deux oozoïdes O et O^1 se reconnaissent d'abord au volumineux grain pigmentaire *p* provenant de la régression de la vésicule sensorielle larvaire et qui est entraîné dans les cavités sanguines ; en outre chacun d'eux possède ses quatre ampoules vasculaires caractéristiques *a*, tandis que les deux premiers blastozoïdes A et A^1 engendrés par les oozoïdes en sont encore dépourvus.

Cette concrescence de larves provenant d'une même ponte et qui se sont fixées au voisinage les unes des autres, est un phénomène qui

n'est pas spécial aux Diplosomes : je l'ai observé depuis longtemps chez les Botrylles (1893) et chez les Botrylloïdes (1900).

Quelquefois elles se fixent sur les bords mêmes d'une colonie préexistante, avec laquelle elles se soudent.

Il n'est même pas rare d'en trouver qui restent dans la cavité cloacale commune, qui est assez grande pour leur permettre de circuler facilement ; elles finissent par s'y fixer, et la jeune colonie qui en dérive, entrée ainsi en coalescence avec la colonie mère, augmente d'emblée la population de cette dernière. Lahille a également observé ce fait (1890).

CHAPITRE II

SECOND MODE D'ÉVOLUTION

Bourgeonnement épicardo-rectal

Bourgeonnement de nouveaux thorax ; régression des anciens

L'évolution des Diplosomes présente un second cas beaucoup plus simple que celui qui vient d'être exposé : les thorax entrent en régression à des intervalles à peu près réguliers comme chez la colonie précédemment étudiée et sont remplacés par d'autres qui ont été bourgeonnés selon le processus général. Mais le bourgeonnement *épicardo-rectal* qui donne lieu à ces thorax est le seul à exister ; *il ne se forme pas de nouvelles masses abdominales* (anse digestive, cœur et tubes épicardiques) et par suite la colonie ne possède pas d'ascidiozoïdes *bithoraciques et biventriques*. Elle ne renferme que des ascidiozoïdes *monothoraciques* qui deviennent ultérieurement *bithoraciques* par la formation d'un second thorax, puis qui reviennent à l'état *monothoracique* après la régression du thorax le plus ancien.

Ce second type d'évolution diffère donc du précédent par la suppression du bourgeonnement *épicardo-œsophagien*, suppression dont le déterminisme nous échappe d'ailleurs totalement ; il doit être

évidemment le même que chez ceux des ascidiozoïdes monothoraciques étudiés précédemment et chez lesquels la production d'un double abdomen ne se réalisait jamais, alors qu'elle avait lieu chez d'autres ascidiozoïdes monothoraciques voisins.

Ce mode d'évolution dans lequel les parois de l'œsophage ont perdu leur pouvoir proliférateur, m'a été révélé par l'étude d'une larve fixée sur une plaque de verre et dont j'ai suivi les transformations successives pendant une quinzaine de jours.

Les planches V et VI représentent ces transformations que je vais résumer brièvement.

1er Stade. — *Transformation des deux premiers ascidiozoïdes O^1 et A^1 en deux ascidiozoïdes bithoraciques O^1 O^2 et A^1 A^2.* — La larve prise comme point de départ comprend comme d'habitude un oozoïde O^1 et son premier blastozoïde A^1 (fig. 20, pl. V); l'un et l'autre bourgeonnent d'une façon identique et engendrent chacun un nouveau thorax O^2 et A^2 (branchie, œsophage et rectum r^2).

Au cinquième jour de la fixation (25 août), les deux nouvelles branchies O^2 et A^2 ouvrent leurs siphons à l'extérieur et la jeune colonie se trouve dès lors composée de deux ascidiozoïdes *bithoraciques* (fig. 20).

2e Stade. - *Régression des vieux thorax ; retour à la forme monothoracique.* — Le lendemain (26 août), le vieux thorax (branchie, œsophage et rectum) de l'ascidiozoïde bithoracique O^1 O^2 entre en régression (fig. 21).

Le nouveau thorax O^2 (branchie, œsophage et rectum r^2) reste associé avec l'ancien abdomen (estomac S, intestin et cœur c) et constitue de la sorte un ascidiozoïde monothoracique.

Le second ascidiozoïde bithoracique A^1 A^2 ne présente aucun changement important ; le nouveau thorax A^2 a seulement continué de croître.

Le lendemain (27 août) la jeune colonie se trouve composée de deux ascidiozoïdes monothoraciques (fig. 22). Ce sont :

1° L'ascidiozoïde monothoracique O^2 dont nous avons vu la forma-

tion au stade précédent : il est encore accompagné d'un reste de l'ancien thorax O^1 dont la régression n'est pas encore complète.

2° L'ascidiozoïde monothoracique A^2 qui a remplacé l'ascidiozoïde bithoracique A^1 A^2 du stade précédent.

L'ancien thorax A^1 (branchie, œsophage et rectum r^1) sont en effet entrés en régression pendant la nuit, et il est remplacé par le nouveau thorax A^2 dont la branchie est en activité fonctionnelle depuis deux jours.

Les deux nouveaux sacs branchiaux O^2 et A^2 sont orientés tous les deux dans la même direction, tandis que chez la larve (fig. 20) l'oozoïde O^1 et son blastozoïde A^1 avaient leurs orifices diamétralement opposés.

3e Stade. — *Les ascidiozoïdes simples A^2 et O^2 bourgeonnent chacun un nouveau thorax et perdent l'ancien.* — Un jour plus tard encore (28 août) un nouveau thorax se dessine très nettement sur chacun des deux ascidiozoïdes de la colonie (fig. 23).

O^2 dont la branchie a maintenant atteint à peu près la taille adulte, porte une nouvelle branchie O^3 fixée par son œsophage sur l'œsophage du parent ; un nouveau rectum r^3 est encore à l'état de diverticule aveugle envoyé par celui du parent.

Mêmes particularités chez l'ascidiozoïde A^2.

On n'observe aucune trace de bourgeonnement œsophagien et les ascidiozoïdes monothoraciques A^2 et O^2 paraissent vouloir se transformer tout simplement en ascidiozoïdes bithoraciques.

Cependant au stade précédent (fig. 22), l'œsophage de O^2 et celui de A^2 portaient chacun un léger diverticule *d* occupant l'emplacement habituel du diverticule œsophagien par lequel débute toute nouvelle anse digestive (estomac et intestin) ; on eût pu croire, *a priori*, d'après ce qui se passe chez les colonies étudiées en premier lieu, que chacun des ascidiozoïdes A^2 et O^2 allait bourgeonner un nouvel abdomen et se transformer en ascidiozoïde *bithoracique et biventrique*. Il n'en a rien été cependant : les diverticules *d* qui étaient très nets à un certain moment (fig. 22, 27 août) n'étaient plus visibles le

lendemain (fig. 23), au moment où les nouvelles branchies O^3 et A^3 étaient fixées par leur œsophage sur l'œsophage maternel.

Je n'ai pu me rendre compte d'une façon précise de leur évolution. Se sont-ils atrophiés dans ce court intervalle? Il semble plutôt qu'ils aient rencontré la base de la nouvelle branchie O^3 ou A^3 et qu'ils se sont soudés avec elle, contribuant ainsi à la formation du nouvel œsophage. C'est un point que je me propose d'élucider dans de nouvelles recherches. Si la dernière hypothèse était exacte, elle expliquerait pourquoi certains ascidiologues et particulièrement Jourdain (1885) ont cru voir la nouvelle branchie se former par un diverticule œsophagien.

Les deux ascidiozoïdes O^2 et A^2 persistent sans changements notables pendant quatre jours encore, durant lesquels leurs nouveaux thorax respectifs O^3 et A^3 continuent de croître.

Mais le thorax O^2 entre en régression le 31 au matin, alors que le nouveau thorax O^3 qui l'accompagne a sa branchie encore de petite taille avec un orifice branchial encore fermé et des stigmates branchiaux non en activité fonctionnelle (fig. 24). Toutefois on voit les fèces qui ont cheminé dans l'intestin, venir buter contre la base du vieux rectum r^2 en régression et s'engager ensuite dans le nouveau rectum r^3, bien que celui-ci ait encore son extrémité aveugle.

La forme *bithoracique fonctionnelle* n'a donc pas été réalisée dans ce cas particulier, puisque l'ancien thorax O^2 a commencé de régresser un peu avant que la nouvelle branchie O^3 soit entrée en activité fonctionnelle. Mais l'accroissement de celle-ci se fait très rapidement à partir de ce moment; dans la soirée du même jour, l'orifice branchial s'ouvre, les cils des stigmates entrent en mouvement et un ascidiozoïde monothoracique normal se trouve reconstitué.

Le second ascidiozoïde A^2 est toujours en plein épanouissement; le nouveau thorax A^3 qu'il a bourgeonné est beaucoup plus volumineux et est fixé par son œsophage sur celui du parent; le nouveau rectum r^3 est également plus développé.

4e Stade. — *Les ascidiozoïdes simples O^3 et A^3 bourgeonnent à leur tour un nouveau thorax et perdent l'ancien.* — Le lendemain soir (1er septembre) le nouvel ascidiozoïde O^3 a presque atteint la taille adulte et bourgeonne un nouveau thorax O^4 déjà bien visible (fig. 25) ; un nouveau rectum r^4 s'annonce, suivant le processus général, comme un diverticule du rectum maternel r^3.

Par contre, l'autre ascidiozoïde A^2 a son thorax en régression, et le nouveau thorax A^3 reste associé avec l'ancienne masse abdominale (estomac, intestin et cœur) pour former un ascidiozoïde monothoracique. Mais là encore, la disparition de l'ancien thorax a été un peu prématurée et l'ascidiozoïde monothoracique A^2 n'a pas été remplacé par une forme bithoracique fonctionnelle parce que la nouvelle branchie A^3 ne s'est ouverte qu'après que l'ancienne A^2 était déjà en régression.

Vingt-quatre heures plus tard (2 septembre) la jeune colonie se montre encore composée de ses deux ascidiozoïdes monothoraciques O^3 et A^3 bien développés (fig. 26).

Le premier, O^3, est toujours largement étalé comme au stade précédent ; son bourgeon thoracique O^4 continue de grandir ; le nouveau rectum R^4 est bien net. Le lendemain soir, la nouvelle branchie O^4 ouvre son orifice, les cils des stigmates s'agitent et on a alors un ascidiozoïde bithoracique O^3 O^4 qui vécut dans ces conditions pendant une douzaine d'heures environ. Au bout de ce temps (4 septembre au matin), le plus vieux des deux thorax (branchie O^3, œsophage *œ* et rectum r^3) entra en régression (fig. 27), laissant le nouveau thorax (branchie O^4 et rectum r^4) associé à l'ancienne masse viscérale pour former un ascidiozoïde monothoracique O^4 dont la branchie atteignit sa taille définitive les jours suivants.

Le second ascidiozoïde A^3 est aussi en plein épanouissement le 2 septembre (fig. 26) ; la régression de son ascendant est presque complète ; il n'est plus représenté que par une petite masse granuleuse A^2. Les deux tubes épicardiques *e* s'accolent par leur extrémité pour former une nouvelle branchie, et l'œsophage pousse un diver-

ticule *d* qui ressemble à ceux par lesquels débutent les nouvelles anses digestives.

Mais quarante-huit heures plus tard (4 septembre, fig. 27) le diverticule *d* n'existe plus et je suis porté à croire, comme dans certains autres cas cités précédemment, qu'il s'est soudé avec la base de la nouvelle branchie A^4 pour former le nouvel œsophage qui est embranché sur l'œsophage adulte.

Résumé. — Dans cette seconde colonie, les différents ascidiozoïdes issus de l'oozoïde O^1 et de son premier blastozoïde A^1, ont été seulement le siège *d'un bourgeonnement épicardo-rectal*, c'est-à-dire qu'ils n'ont jamais formé que de nouveaux thorax se substituant aux anciens entrés en régression.

L'oozoïde qui était simple au moment de sa fixation, devenait quelques jours plus tard *bithoracique* (O^1 O^2 fig. 20), puis *monothoracique* à la suite de la régression du plus vieux thorax (O^2, fig. 21 et 22) ; cette nouvelle forme devenait à son tour *bithoracique* (O^2, O^3 fig. 23), puis perdant son vieux thorax, était ramenée à la forme *monothoracique* (O^3, fig. 24) ; celle-ci enfin devenait *bithoracique* par bourgeonnement d'un nouveau thorax (O^3, O^4, fig. 26) et était ramenée à la forme *monothoracique* (O^4, fig. 27) quelques jours plus tard.

Cela fait au total six formes successives, alternativement *monothoraciques et bithoraciques*, qui ont été engendrées par l'oozoïde pendant les quinze premiers jours qui ont suivi sa fixation.

L'évolution du premier blastozoïde A^1 qui accompagnait l'oozoïde a été de tout point identique à celle de cet oozoïde (fig. 20 à 27).

Ces bourgeonnements continus ont eu pour effet de régénérer périodiquement le thorax des ascidiozoïdes, dont le nombre n'a pas pu augmenter et est resté à tout moment égal à deux, par suite de l'absence de formation de nouvelles anses digestives.

CHAPITRE III

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

§ 1. — *Rôle de l'oozoïde dans la formation de la colonie.* — On savait depuis Gegenbaur (1862) que l'œuf des Diplosomes engendre deux ascidiozoïdes qui éclosent enveloppés dans la même tunique et se fixent ensuite ensemble. Mais on n'avait jamais suivi l'évolution de cette larve une fois la fixation opérée et on était généralement porté à croire qu'elle devait entrer en régression au bout d'un certain temps, tout comme cela se passe chez les Pyrosomes où l'oozoïde dégénère même avant l'éclosion, ou encore chez les Botryllidés où l'oozoïde régresse en entier quelques jours après sa fixation, en laissant à son premier blastozoïde le soin de perpétuer la colonie.

Jusqu'à présent on savait seulement (Salensky 1894, Pizon 1891 et 1898) qu'au moment de l'éclosion, l'oozoïde des Diplosomes et l'ascidiozoïde qui l'accompagne possèdent chacun des bourgeons rudimentaires.

Ce n'est qu'en faisant de l'élevage de larves sur des lames de verre, susceptibles d'être examinées par transparence sur les deux faces, qu'il est possible de déterminer d'une façon précise l'évolution ultérieure des deux ascidiozoïdes larvaires et d'établir la part respective qu'ils prennent à la genèse de la nouvelle colonie, ainsi que les rapports réciproques des divers individus qui s'y développent.

On constate, par ce procédé, que l'oozoïde, une fois fixé, ne fait que changer d'orientation et perdre certains organes larvaires comme les larves des Ascidies simples (chorde, vésicule sensorielle, etc). Il persiste aux côtés du premier blastozoïde B^1 (fig. 1) qu'il a engendré au cours de sa période embryonnaire suivant les processus déjà décrits par Salensky (1894) et par moi-même (1898).

Ces processus, bien que se produisant à une époque où l'oozoïde n'est pas encore entièrement constitué lui-même, se ramènent néan-

moins à ceux du bourgeonnement général (Caullery 1895 *a* ; Edm. Perrier et Pizon 1898) et ne peuvent s'interpréter comme le résultat d'un partage de l'œuf en deux parties qui auraient ensuite engendré chacune un ascidiozoïde distinct.

Après sa fixation, l'oozoïde présente la même évolution générale que n'importe quel ascidiozoïde ; il bourgeonne de nouveau, et tandis que son blastozoïde B^1 devient la tête de toute une lignée de nouveaux ascidiozoïdes, il constitue lui-même parallèlement une autre lignée qui s'ajoute à la première pour constituer la population de la colonie.

La rapidité de la blastogénèse est même assez grande. Dans une période de vingt-deux jours environ (depuis le jour de la fixation de la larve (11 août jusqu'au 2 septembre) l'oozoïde, dans la première des deux colonies figurées, a été suivi de douze formes successives (O^1,O^1O^2... fig. 1 à 10). Dans la seconde colonie, l'oozoïde a engendré six formes successives dans les quinze jours qui ont suivi sa fixation (O^1,O^1O^2... fig. 20 à 27).

Le premier blastozoïde en a engendré autant pendant la même période (B^1,B^1B^2... fig. 11 à 19 et A^1,A^1A^2... fig. 20 à 27).

Mais cette blastogénèse, si active pendant la belle saison, subit vraisemblablement un arrêt pendant l'hiver — du moins sur nos côtes — comme cela se passe chez la plupart des autres Ascidies composées.

Nous formulerons donc que la blastogénèse est rapide et continue chez les Diplosomes, au moins pendant la belle saison, tout comme chez les Pyrosomes, les Salpes ou les Botryllidés, avec cette particularité caractéristique sur laquelle je reviendrai plus loin, *c'est que la régression n'atteint jamais les vieux ascidiozoïdes en entier, mais seulement quelques-uns de leurs organes.*

§ 2. — *Premier mode de multiplication des ascidiozoïdes : bourgeonnement épicardo-rectal.* — Il résulte de l'observation continue des colonies que j'ai précédemment décrites en détail, qu'il faut considérer deux modes de bourgeonnement chez les Diplosomes.

Dans le cas le plus simple, un ascidiozoïde monothoracique, c'est-à-dire comprenant une branchie, une anse digestive et un cœur, tels que O^1 et B^1 (fig. 1), engendre seulement une nouvelle branchie et un œsophage aux dépens de ses deux tubes épicardiques ; puis, dans le voisinage, un nouveau rectum se développe à l'aide d'un diverticule sur celui du parent.

Ce double bourgeonnement aboutit à la formation d'un nouveau *thorax*, en désignant sous ce nom, avec les autres ascidiologues, l'ensemble formé par la *branchie, l'œsophage et le rectum* et qui constitue toute la partie antérieure du corps de l'ascidiozoïde.

Je qualifie ce bourgeonnement d'*épicardo-rectal*, du nom des deux régions proliférateurs : les tubes épicardiques donnant naissance à la branchie et à l'œsophage par le procédé qu'a précisé Caullery (**1895**), le nouveau rectum étant fourni par celui du parent.

Or la nouvelle branchie se fixe secondairement par son œsophage sur l'œsophage maternel et entre dans ces conditions en activité fonctionnelle, l'ascidiozoïde proliférateur conservant lui-même toute sa vitalité : il en est de même du nouveau rectum qui entre en fonction tout en gardant ses connexions primitives avec celui du parent.

Il se forme de la sorte des ascidiozoïdes *bithoraciques* tels que O^1 O^2 (fig. 3) possédant une seule masse abdominale (cœur, épicarde, estomac et intestin), mais deux branchies embranchées l'une sur l'autre par leurs œsophages, et deux rectums en V faisant suite à l'intestin unique. Della Valle en a décrit de pareils chez le groupe voisin des Didemnidés (*Trididemnum*).

Cet ensemble qui, anatomiquement, *comprend les organes d'un ascidiozoïde monothoracique entier plus le thorax d'un autre*, ne constitue qu'une seule unité physiologique : les deux branchies absorbent simultanément et les fèces qui sortent de l'unique anse digestive sont expulsées indifféremment par les deux rectums r^1 et r^2.

La durée de ces ascidiozoïdes bithoraciques est assez courte, généralement de douze à dix-huit heures, du moins au mois d'août, en pleine saison d'épanouissement des colonies. Après quoi, le *plus ancien*

des deux thorax entre en régression; pour préciser, il disparaît la branchie, l'œsophage jusqu'à sa bifurcation avec le nouveau et enfin le rectum.

Au bout de trois à quatre jours, il ne reste plus de cet ancien thorax qu'une toute petite masse jaune pâle, et l'ascidiozoïde *bithoracique se trouve ainsi ramené à la forme monothoracique primitive.* (Voir par exemple O^1 et O^2 des figures 20 à 23).

Il résulte de l'ensemble de mes recherches que le bourgeonnement épicardo-rectal paraît être le seul à exister chez certaines colonies, ou tout au moins c'est le seul qui se soit produit pendant les quinze jours qu'a duré la période d'observation d'une de mes colonies. C'est celle dont les phases successsives, à partir de la fixation, sont représentées par les planches V et VI.

La larve à l'éclosion possédait ses deux ascidiozoïdes caractéristiques, l'oozoïde O^1 et le premier blastozoïde A^1 (fig. 20).

Chacun d'eux a bourgeonné un nouveau thorax et est devenu un *ascidiozoïde bithoracique* (fig. 21); puis au bout d'un certain temps, quinze à dix-huit heures, le plus vieux des deux thorax est entré en régression et il est resté un *ascidiozoïde monothoracique* constitué par le nouveau thorax et l'ancienne masse abdominale.

Ce dernier devint à son tour *bithoracique* par la formation d'un nouveau thorax, puis *monothoracique* à la suite de la régression du plus vieux des deux thorax, et ainsi de suite.

Depuis le 20 août, époque de la fixation de la larve, jusqu'au 4 septembre, chacun des deux ascidiozoïdes larvaires O^1 et A^1 en a engendré six autres, alternativement *bithoraciques* et *monothoraciques* (fig. 20 à fig. 27).

L'évolution des individus issus de l'oozoïde O^1 et celle des individus issus de son blastozoïde A^1 ne présentent pas d'ailleurs un parallélisme absolu en tant que durée, c'est-à-dire qu'ils ne régressent pas rigoureusement au même moment. Ainsi, on observe une certaine différence au stade de la figure 21, par exemple, où la branchie A^1 est encore bien épanouie, tandis que celle de l'ascidiozoïde voisin O^1 est déjà en

régression ; mais moins de 24 heures plus tard, les deux ascidiozoïdes restants O^2 et A^2 (fig. 22) sont très sensiblement au même état.

Une conséquence de ces régénérations successives du thorax, c'est que le nombre des individus n'augmente pas et reste constamment égal à deux. Ces colonies qui sont seulement le siège du bourgeonnement épicardo-rectal (Pl. V et VI) vivent isolées ou se soudent par leur tunique avec d'autres colonies voisines plus ou moins volumineuses.

Dans le bourgeonnement *épicardo-rectal* tout se ramène en somme à un remplacement du thorax, après qu'il a fonctionné quelques jours, par un autre équivalent. Au contraire, la *masse abdominale*, c'est-à-dire l'estomac y compris la région cardiaque de l'œsophage, l'intestin, le cœur et l'épicarde, *n'entre jamais en régression* ; elle reste en connexion avec chacun des thorax successifs et appartient ainsi à tous les ascidiozoïdes monothoraciques ou bithoraciques qui se succèdent dans la colonie.

Il n'y a donc, à vrai dire, dans de semblables colonies, que deux masses abdominales différentes, celles que possédaient respectivement l'oozoïde O^1 et son blastozoïde A^1 au moment de l'éclosion (fig. 20) et qui se perpétuent respectivement dans toute la lignée d'ascidiozoïdes issus de chacun de ces deux ascidiozoïdes primitifs. Encore faut-il se rappeler que la masse abdominale du blastozoïde A^1 de la larve est un bourgeonnement de celle de l'oozoïde O^1 (Caullery, 1895 *a.*, E. Perrier et Pizon, 1898).

En résumé, les présentes recherches établissent que la caractéristique de l'évolution des Diplosomes dans le cas où le bourgeonnement épicardo-rectal existe seul, consiste dans la formation régulière d'un nouveau thorax suivie de la régression du plus ancien, tandis que la masse abdominale de l'oozoïde et celle de son premier blastozoïde persistent sans modification et se transmettent intactes dans toute la série des ascidiozoïdes qui dérivent respectivement des deux individus larvaires.

La formation continue des nouveaux thorax est due à l'existence

de deux régions proliférations : la première appartient à *l'épicarde* qui constitue une sorte de stolon interne dont l'une des extrémités se dilate régulièrement, puis se différencie en un nouveau sac branchio-œsophagien qui s'isole ensuite par étranglement.

La seconde appartient aux parois intestinales et est située à la limite de l'intestin post-stomacal et du rectum, à l'entrecroisement du tube intestinal avec l'œsophage ; cette région prolifère également d'une façon continue, poussant un diverticule qui se dirige vers les flancs de la nouvelle branchie et devient, de par ses connexions, un nouveau rectum.

Il ne serait pas impossible que l'œsophage du parent prît aussi une certaine part à la formation des nouveaux bourgeons thoraciques ; à différentes reprises (p. 25, 41 et 44), j'ai vu en effet l'œsophage pousser un diverticule *d* (fig. 1, 10, 22, 24, etc.) vers la base d'un nouveau sac branchial rudimentaire, et ce diverticule devenait toujours invisible quelques jours plus tard quand la nouvelle branchie se trouvait fixée sur l'œsophage du parent. Je suis porté à penser que dans tous ces cas le diverticule œsophagien *d* se soudait à la base du jeune sac branchial qu'il rencontrait devant lui et devenait lui-même le nouvel œsophage, qui se trouvait ainsi tout naturellement embranché sur celui du parent.

Si ce point se confirme quelque jour, il en résultera l'existence d'une *troisième zone proliférative* située sur l'œsophage, et dont la multiplication continue s'ajoutera à celle des deux zones précédemment citées pour engendrer les nouveaux thorax.

§ 3 *Second mode de multiplication ; bourgeonnement épicardo-rectal et épicardo-œsophagien simultanés.* — Dans ce second mode de multiplication, qui est beaucoup plus complexe que le précédent, le bourgeonnement *épicardo-rectal* aboutissant à la formation d'un nouveau thorax, est accompagné du *bourgeonnement œsophagien* qu'ont décrit Ganin (1870) et Della Valle (1882), et qui a pour effet de constituer une nouvelle anse digestive : l'œsophage du parent pousse un diverticule qui se recourbe en anse et se différencie en

estomac et en intestin ; puis la partie terminale de ce dernier va s'ouvrir secondairement dans l'intestin maternel, tout près de l'origine du rectum (E^2 fig. 11 et 12).

Mais de plus, la formation de cette nouvelle anse digestive *est toujours accompagnée de celle d'un nouveau cœur* qui se détache des tubes épicardiques par le processus qu'a montré Caullery (1895 *a*) chez les nouveaux bourgeons et que j'ai décrit moi-même chez l'oozoïde (1898).

En même temps, l'œsophage de l'ascidiozoïde bourgeonne une nouvelle anse digestive. Son épicarde *se divise de son côté en deux tronçons* qui resteront chacun dans l'une des masses abdominales (par exemple *e* et *e*, fig. 12) pour les bourgeonnements qui s'y feront ultérieurement.

Les nouvelles masses abdominales, c'est-à-dire l'ensemble de l'estomac, de l'intestin et du cœur, ne sont donc pas seulement le résultat d'un bourgeonnement œsophagien comme le croyaient Ganin et Della Valle ; je l'appellerai le bourgeonnement *épicardo-œsophagien*, pour bien marquer la part que prend encore l'épicarde à la formation du cœur.

Nous avons vu précédemment que le *bourgeonnement épicardo-rectal* peut être le seul à se produire chez tous les ascidiozoïdes d'une même colonie (pl. V et VI).

Dans d'autres colonies, au contraire, certains ascidiozoïdes sont le siège d'un bourgeonnement *épicardo-rectal* qui les transforme en *ascidiozoïdes bithoraciques* (fig. 3), et au même moment, d'autres ascidiozoïdes de la même colonie sont simultanément le siège d'un bourgeonnement *épicardo-rectal* aboutissant à la formation d'un nouveau thorax et d'un bourgeonnement *épicardo-œsophagien* aboutissant à la formation d'un nouvel abdomen. De ce bourgeonnement complexe, il résulte des *ascidiozoïdes bithoraciques* et *biventriques* comme on en voit un certain nombre dans la colonie dont l'évolution est figurée sur les planches I à IV.

Celui de la figure 15, par exemple, présente la disposition sui-

vante : les deux branchies, l'ancienne B^2 et la nouvelle B^4 s'embranchent par leur œsophage ; le nouveau rectum r^4 possède encore sa communication primitive avec celui du parent r^2.

Quant au nouvel estomac E^3, il communique encore par son œsophage avec celui du parent au point où il a pris naissance, et l'intestin i^3 qui lui fait suite est allé s'ouvrir secondairement à l'origine du rectum r^2 du parent.

Un tel ensemble anatomique, qui comprend en somme les organes de deux ascidiozoïdes monothoraciques accouplés d'une façon particulière, ne constitue qu'une *unité physiologique*, dont les différentes parties fonctionnent simultanément pendant un certain temps.

Le nouveau cœur (c^{III}, fig. 15), entre lui-même le premier en activité, aussitôt qu'il s'est détaché de l'épicarde, bien que la nouvelle anse digestive qui l'accompagne ne soit pas encore complètement développée à ce moment. Ses contractions ne sont pas isochrones avec celles du cœur primitif (c^1, fig. 15).

Les colonies où se produisent des ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques possèdent par suite trois sortes d'individus (pl. I à IV) : 1° des ascidiozoïdes *monothoraciques* (O^1 et B^1, fig. 1) : 2° des ascidiozoïdes *bithoraciques* (O^1, O^2, fig. 3) ; 3° des ascidiozoïdes *bithoraciques* et *biventriques* (fig. 6).

Les planches VII et VIII qui représentent l'ensemble d'une jeune colonie à quatre stades successifs, montrent comment ces trois sortes d'ascidiozoïdes y sont associés.

Della Valle (1882) a constaté l'existence de ces trois formes différentes chez les Didemnidés (3 Tetradidemnum Benda) ascidies composées voisines des Diplosomidés ; mais il ne fit sur elles que des observations isolées et ne suivit pas les transformations successives de ces ascidiozoïdes qui lui eussent montré leurs rapports réciproques et sans doute aussi le dédoublement des ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques en deux ascidiozoïdes simples.

Le bourgeonnement *épicardo-œsophagien* ne s'est jamais produit

seul dans les colonies que j'ai étudiées, et par conséquent il n'y a jamais eu d'ascidiozoïdes qui soient à la fois *monothoraciques* et *biventriques*.

§ 4. — *Evolution des ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques. — Processus de leur dédoublement en deux ascidiozoïdes monothoraciques.* — Les ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques ne persistent pas sous cette forme ; ils ne vivent guère que de 36 à 48 heures dans ces conditions, *après quoi ils se dédoublent toujours en deux autres monothoraciques*; cela résulte de l'examen des planches I à IV qui représentent l'évolution d'une jeune colonie pendant les vingt-quatre jours qui ont suivi la fixation de la larve.

Les processus de ce dédoublement sont absolument caractéristiques. Les ascidiologues qui ont étudié le bourgeonnement des Diplosomes n'ont jamais observé ce dédoublement, admettant implicitement qu'*un abdomen nouvellement bourgeonné* devait toujours se souder avec *un nouveau thorax* pour former un autre ascidiozoïde.

En dessinant matin et soir les ascidiozoïdes issus de la larve (pl. I à IV), j'ai pu noter leurs moindres transformations et j'ai constaté que les choses se passent tout différemment : quand l'ascidiozoïde se dédouble, l'*abdomen de nouvelle formation* (estomac, intestin, cœur et épicarde) *s'associe toujours avec le plus ancien des deux thorax*. Inversement, *le nouveau thorax reste associé avec l'ancienne masse viscérale*.

Par exemple, dans la figure 15, le nouvel abdomen (E^3, i^3, c^{III}) bourgeonné précédemment par l'ascidiozoïde simple B^2 des figures 13 et 14, rompt ses attaches avec l'abdomen voisin et reste en connexion avec le thorax B^2 de l'ascidiozoïde qui lui a donné naissance, devenant ainsi un ascidiozoïde monothoracique indépendant B^2 (fig. 16).

D'autre part, l'ancien abdomen (E^1, i^1, c^1) qui faisait antérieurement partie de l'ascidiozoïde simple B^2 des figures 13 et 14, reste en

connexion avec le nouveau thorax B^4, constituant également de son côté un autre ascidiozoïde simple B^4 (fig. 16).

Tel est le processus général par lequel s'accroît le nombre des individus : quand il y a simplement bourgeonnement épicardo-rectal, c'est-à-dire formation d'un nouveau thorax, celui-ci ne fait que se substituer à l'ancien qui régresse, et le nombre des ascidiozoïdes de la colonie n'augmente pas de ce fait.

§ 5. — *Déterminisme du mode de dédoublement des ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques.* — La façon singulière dont s'accouplent les organes lors de la scission des ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques, résulte tout simplement de connexions anatomiques qui ont déterminé, chez ces organismes complexes, des processus physiologiques qui, à leur tour, ont provoqué naturellement l'accouplement définitif de certains organes.

Pour préciser, prenons comme exemple l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique de la figure 15 et examinons les connexions des divers organes.

La branchie B^2 et le rectum r^2 forment le thorax le plus ancien, qui se continue par la vieille masse abdominale E^1, i^1 et c^1. La branchie de nouvelle formation est B^4, accompagnée du nouveau rectum r^4, lequel est encore ouvert dans le rectum maternel r^2, là où il a pris naissance.

L'abdomen nouvellement bourgeonné comprend l'estomac E^3, l'intestin i^3 et le cœur c^{111}.

Ce nouvel estomac E^3 s'ouvre dans l'ancien œsophage là où il a pris naissance, c'est-à-dire un peu au-dessus de la bifurcation des deux œsophages de B^2 et de B^4. Le nouvel intestin i^3 s'ouvre de son côté à l'origine du rectum maternel r^2, un peu au-dessus du point où ce dernier s'embranche lui-même avec le rectum r^4 de nouvelle formation.

Or si on observe pendant quelque temps au microscope ce qui se passe dans les anses digestives, on constate facilement que les particules alimentaires qui arrivent par le sillon endostylaire de la vieille branchie B^2, descendent dans l'œsophage qui fait suite à celle-ci,

puis s'engagent dans la partie œsophagienne de E^3 dont elles trouvent l'orifice sur leur chemin. Mais on observe encore beaucoup plus facilement la marche des fèces qui se forment dans le nouvel intestin i^3; comme elles sont agglomérées en sphérules et teintées en jaune, on les voit très distinctement déboucher dans le rectum maternel r^2 et se diriger vers son orifice, en poursuivant toujours leur marche en avant ; le nouveau rectum r^4 s'embranchant sur l'autre au-dessous du débouché de l'intestin i^3, il en résulte que les fèces formées dans ce dernier et dont la marche en avant est régulière ne peuvent pas s'engager dans ce nouveau rectum r^4.

L'ancien thorax B^2 se trouve donc associé physiologiquement au nouvel abdomen.

La même chose existe pour les organes restants. Les particules alimentaires qui arrivent par la nouvelle branchie B^4 descendent le long de son œsophage et pénètrent tout naturellement dans l'ancien estomac E^1 ; et on peut voir les fèces qui se forment dans l'intestin i^1 prendre le chemin du premier rectum r^4 qu'elles trouvent sur leur passage.

Tout à fait au début, alors que le nouvel intestin i^3 n'est pas encore complètement différencié et ne débouche pas encore dans le rectum maternel r^2, ou alors qu'il vient à peine d'entrer en fonction, c'est le vieil estomac E^1 qui reçoit les substances alimentaires amenées par les deux branchies. Mais une fois que l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique est complètement développé et en pleine activité fonctionnelle, l'association physiologique se fait exactement comme je viens de le dire.

Il résulte de ce mode particulier de fonctionnement, qu'il existe sur l'œsophage de B^2 une petite région comprise entre le débouché de l'estomac E^3 et l'œsophage de B^4 qui est pour ainsi dire fonctionnellement neutre. Il existe une semblable région neutre au commencement du rectum de r^2, entre le débouché du rectum r^4 et de l'intestin i^3.

Ce sont précisément ces deux régions inactives qui se pincent et se

séparent au moment de la bipartition de l'ascidiozoïde double en isolant ainsi des organes d'âge différent sans doute, mais dont chaque groupe constituait déjà auparavant une association physiologique en raison de leurs connexions primitives.

Le mode de bipartition des ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques, si étonnant au premier abord, n'est donc que la conséquence très naturelle de la division du travail digestif, lequel est à son tour une conséquence des connexions organiques de ces singuliers ascidiozoïdes.

§ 6. — *L'oozoïde change-t-il de masse abdominale avec son premier blastozoïde avant l'éclosion?* — Il résulte de l'évolution générale des ascidiozoïdes, que tout accroissement d'une unité dans le nombre des individus de la colonie est la conséquence du dédoublement d'un ascidiozoïde bithoracique et biventrique. Nous devons par suite voir dans ce fait une preuve indirecte que les deux ascidiozoïdes distincts que possède la larve à son éclosion, proviennent, eux aussi, de la scission d'un individu bithoracique et biventrique dont l'ancêtre immédiat a été l'oozoïde primitif engendré par la segmentation de l'œuf.

Cette preuve indirecte vient s'ajouter aux autres considérations qui ont amené Caullery (1895 *a*) puis E. Perrier et Pizon (1898) à considérer le premier blastozoïde de la larve comme le résultat d'un bourgeonnement très précoce de l'oozoïde qui s'effectue par des processus se rattachant d'une façon très étroite à ceux de la blastogénèse chez les ascidiozoïdes ordinaires. Ceci est contraire à l'opinion de Salensky (1894) qui regarde les ascidiozoïdes larvaires comme deux organismes distincts dérivés chacun d'une moitié de l'œuf.

Mais cette bipartition qui s'opère pendant la période larvaire *est-elle accompagnée d'un échange des viscères abdominaux* comme cela a lieu chez tous les ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques qui existent ultérieurement dans la colonie?

Si l'on tient compte que les processus généraux du bourgeonnement chez l'oozoïde non éclos ne diffèrent pas fondamentalement de

ceux qui s'observent chez les ascidiozoïdes suivants, il devient très vraisemblable d'admettre cet échange de viscères entre l'oozoïde et son premier blastozoïde durant la période larvaire.

Cette interprétation est également celle de Caullery (1895, p. 177); mais il y est arrivé par des considérations toutes différentes, tirées de l'anatomie comparée : l'examen comparatif de la larve double des Diplosomes et de la larve simple des Leptoclines qui, à l'éclosion, n'est encore formée que par l'oozoïde, sans bourgeon, lui a montré que pour établir une homologie entre les deux larves, il suffirait de supposer que l'oozoïde des Diplosomes échangeât une portion de ses viscères abdominaux avec son premier blastozoïde.

Toutefois ces échanges, tels que Caullery a été amené à les concevoir hypothétiquement chez la larve, ne sont pas exactement ceux qui se passent en réalité au cours de la bipartition de tous les ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques que j'ai observés.

D'après son interprétation, l'oozoïde des Diplosomes pour devenir parfaitement homologue à celui des Leptoclinum n'aurait besoin d'échanger *qu'une portion de son estomac* et l'intestin qui y fait suite ; de plus, une *partie de l'anse abdominale primitive du même oozoïde entrerait en régression* par suite de ce dédoublement : c'est le large canal qui au cours de la vie embryonnaire et même encore au moment de l'éclosion établit une communication entre les deux estomacs.

L'existence de ces échanges au cours de la période larvaire reste donc à démontrer par l'observation directe, et malheureusement il est particulièrement difficile de suivre sur le vivant les transformations diverses qui se passent dans la larve avant son éclosion.

En tout cas, si un tel échange se produit réellement chez la larve, on ne peut l'attribuer au facteur d'ordre physiologique qui détermine ce même échange chez les ascidiozoïdes ordinaires, puisqu'il aurait lieu bien avant l'éclosion et par conséquent avant l'entrée en activité fonctionnelle des diverses parties. Ici, ce serait manifestement l'hérédité qui aurait fixé un processus anatomique déterminé chez l'adulte

par un phénomène d'ordre physiologique. Encore une raison qui s'ajouterait à beaucoup d'autres pour empêcher de regarder la larve double comme une forme primitive.

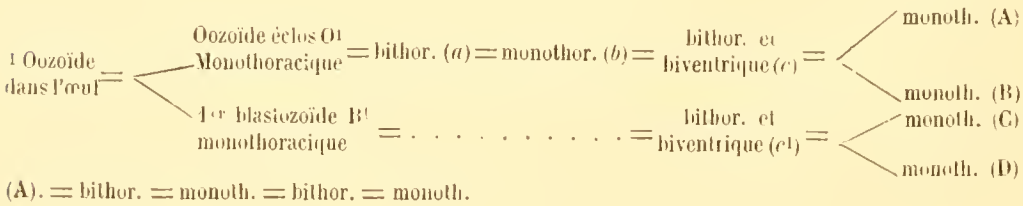
§ 7. — *Evolution générale des ascidiozoïdes d'une même colonie ; leurs rapports réciproques.* — L'enchaînement des divers ascidiozoïdes issus de la larve ressort de l'examen des figures du présent mémoire.

J'ai déjà exposé que dans le cas le plus simple, chacun des deux ascidiozoïdes de la larve ne fait que régénérer son thorax ; le nouveau fonctionne quelque temps avec l'ancien, ce qui constitue un ascidiozoïde *bithoracique* ; puis le plus vieux thorax régresse et l'ascidiozoïde revient à la forme *monothoracique* primitive (pl. V et VI).

Dans le second cas, certains ascidiozoïdes simples de la colonie deviennent bithoraciques comme les précédents, pour revenir ensuite à la forme monothoracique (fig. 2, 3 et 4) ; mais d'autres ascidiozoïdes simples sont simultanément le siège du bourgeonnement épicardo-rectal et épicardo-œsophagien et deviennent des *formes bithoraciques* et *biventriques*. Ces dernières, enfin, se dédoublent ultérieurement en deux ascidiozoïdes monothoraciques qui, à leur tour, deviennent soit bithoraciques, soit bithoraciques et biventriques.

La succession de ces trois sortes d'ascidiozoïdes, monothoraciques, bithoraciques ou à la fois bithoraciques et biventriques, se fait-elle suivant une règle déterminée ?

Pour essayer de dégager cette règle si elle existe, je résume dans le tableau suivant la succession des différentes formes issues de l'oozoïde O^1 et de son premier blastozoïde B^1, figurées par les planches I à IV.



(A). = bithor. = monoth. = bithor. = monoth.

(B). = bithoracique et biventrique = monothoracique. / monothoracique.

(C). = bithoracique = monothoracique = bithoracique = monothoracique.

(D). = bithoracique et biventrique = monoth. (*b*) = bithoracique. / monoth. (b^1) = bithoracique et biventrique = monothoracique. / monothoracique. [1]

Ce résumé montre qu'au cours de la blastogénèse continue dont les colonies de Diplosomes sont le siège, tout ascidiozoïde monothoracique provient soit d'une forme bithoracique qui a régressé partiellement en perdant son thorax, soit du dédoublement d'une forme à la fois bithoracique et biventrique.

Tout ascidiozoïde bithoracique fait suite à un monothoracique.

De temps à autre, une forme monothoracique devient bithoracique et biventrique par le bourgeonnement simultané de toutes ses régions proliférateurs.

On peut remarquer également que le bourgeonnement du premier blastozoïde B^1 de la larve ne présente pas un parallélisme absolu avec celui de l'oozoïde O^1 une fois fixé; mais le parallélisme existerait entier si l'on faisait abstraction de la forme bithoracique (*a*) et de la forme monothoracique (*b*) issues de l'oozoïde O^1 aussitôt après sa fixation.

Par suite, il n'apparaît pas de loi vraiment générale réglant la succession des divers ascidiozoïdes.

Il ne serait possible d'en formuler une qu'à la condition de négliger ces deux ascidiozoïdes *a* et *b*. Dans ces conditions, on voit qu'à partir des ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques *c* et c^1 issus respectivement de l'oozoïde O^1 et de son premier blastozoïde B^1, l'évolution se poursuit avec une règle uniforme : *tout ascidiozoïde bithoracique ou biventrique* tel que *c* ou c^1 *engendre en se dédoublant deux lignées parallèles :*

[1] Lire le résumé de la façon suivante : L'oozoïde dans l'œuf bourgeonne et se dédouble en deux, l'oozoïde O^1 et le 1er blastozoïde B^1 qui constituent la larve à l'éclosion ; — le *monothoracique* O^1 devient ensuite *bithoracique*, celui-ci devient à son tour *monothoracique*, etc. Le 1er blastozoïde monothoracique B^1 devient *bithoracique et biventrique*, puis se dédouble en deux *monothoraciques*, etc.

La première lignée (A et C) est une série de formes *alternativement monothoraciques et bithoraciques* :

La seconde lignée (B et D) comprend invariablement d'abord *une forme monothoracique qui devient ensuite bithoracique et biventrique*. Celle-ci en se dédoublant donne encore deux autres lignées l et l^1 évoluant, *au moins dès le début*, comme les deux précédentes A et B.

Telle est l'évolution des colonies pendant les vingt-quatre jours qu'ont duré mes observations après la fixation des larves ; il serait évidemment nécessaire, avant de la généraliser, de faire porter les observations sur une plus longue durée.

En tout cas il est remarquable, tout au moins dans les limites de mes observations, qu'il n'y a qu'une seule des lignées issues respectivement de l'oozoïde O^1 et de son premier blastozoïde B^1 qui soit capable d'engendrer des formes bithoraciques et biventriques, par suite d'un bourgeonnement œsophagien.

Tout se passe par conséquent comme si l'oozoïde O^1 et son premier blastozoïde B^1 possédaient chacun sur leur œsophage une zone proliférative ayant la propriété de bourgeonner constamment de nouvelles anses digestives, et qui, restant toujours indivise, se transmettrait régulièrement avec toute sa vitalité à une seule des nombreuses lignées qui dérivent respectivement de cet oozoïde et de son premier blastozoïde.

Le stolon épicardique qui, comme nous l'avons vu, existe par contre chez tous les ascidiozoïdes sans exception, est également sans cesse en voie de prolifération pour engendrer de nouveaux sacs branchiaux. Si on le considère chez un ascidiozoïde de la lignée qui possède la zone génératrice des anses digestives, il se forme simultanément une nouvelle branchie et une nouvelle anse digestive, ce qui conduit à la genèse d'un ascidiozoïde bithoracique et biventrique.

Si au contraire on considère le stolon épicardique chez un ascidiozoïde de la lignée dépourvue sur l'œsophage de la zone génératrice des anses digestives, les parties nouvellement bourgeonnées ne

seront jamais que des branchies et on aura seulement des ascidiozoïdes bithoraciques.

§ 8. — *Organes caducs et organes persistants.* — Une autre conclusion générale qui se dégage de l'évolution des ascidiozoïdes que j'ai exposée en détail dans la première partie de ce mémoire [1], a trait à la durée des différents organes ; il y en a parmi eux qui régressent à des intervalles à peu près réguliers (du moins pendant la belle saison), tandis que d'autres se perpétuent chez les diverses générations d'ascidiozoïdes.

D'abord le plus vieux des deux thorax des ascidiozoïdes bithoraciques régresse toujours peu de temps après que le nouveau est entré en fonction (voir la série des planches) ; il n'y a jamais de régression chez les autres formes d'ascidiozoïdes.

Au contraire les masses abdominales persistent sans subir de modifications et se transmettent intactes aux divers ascidiozoïdes d'une même lignée. Dans chaque masse abdominale, je comprends naturellement le cœur et l'épicarde, avec cette particularité que ce dernier bourgeonne constamment, et se sectionne même en deux tronçons équivalents quand il y a formation d'ascidiozoïdes bithoraciques et biventriques.

Ainsi les planches I et II montrent que la masse abdominale de l'ozoïde O^1 (estomac E^1, intestin lui faisant suite, épicarde *e* et cœur *c*) se perpétue intégralement chez une des lignées issues de cet oozoïde. Il en est de même des viscères abdominaux du premier blastozoïde B^1 (pl. III et IV).

D'une manière générale, tout nouvel abdomen qui se forme à un moment quelconque, tel que E^2 (fig. 6), se transmet successivement d'un ascidiozoïde à un autre.

Dans le cas où les ascidiozoïdes n'engendrent jamais de nouveaux abdomens par suite de la suppression du bourgeonnement épicardo-œsophagien (pl. V et VI), c'est celui de l'oozoïde et celui du premier blastozoïde qui se transmettent régulièrement chez les indi-

[1] Voir également à ce sujet le résumé de la p. 32.

vidus issus respectivement de ces deux premiers ascidiozoïdes larvaires. Encore faut-il remarquer, comme nous l'avons déjà dit (p. 9), que l'abdomen du premier blastozoïde a été bourgeonné par celui de l'oozoïde au cours de la période larvaire.

La régression partielle et régulière des organes des Diplosomes établit une différence avec d'autres ascidies composées, en particulier avec les Botryllidés dont les ascidiozoïdes dégénèrent en entier à certains intervalles, et avec les Polyclinidés (*Amaroucium*, *Circinalium*, etc.) dont les individus paraissent rester intacts au moins pendant toute la belle saison.

§ 9. — *A quelles causes sont dues les régressions des thorax?* — La régularité avec laquelle se produisent les régressions des thorax empêche évidemment de les regarder comme des accidents dus, par exemple, à l'arrivée de parasites quelconques dans la branchie. Elles sont certainement liées à des phénomènes internes, dont il est mal aisé d'apercevoir la nature et le déterminisme. Ne seraient-elles pas la conséquence d'intoxications se produisant dans des tissus où les organes excréteurs sont manifestement nuls ou insignifiants? *A priori*, il peut paraître étrange que la dégénérescence atteigne toujours la branchie dont la paroi est mince et constamment traversée par l'eau, tandis que l'estomac et l'intestin persistent bien qu'ils paraissent davantage exposés à une intoxication de la part des aliments qui les traversent incessamment. Mais si l'on observe que les parois de ces deux organes sont de nature glandulaire et jouent par conséquent un rôle protecteur, tandis que le rectum se montre presque toujours dilaté, rempli de fèces et dépourvu d'épithélium sécréteur, il ne sera pas invraisemblable de supposer que c'est dans ce cul-de-sac qu'il se produit régulièrement, au bout de quelques jours, une intoxication qui se communiquerait rapidement aux organes avoisinants, c'est-à-dire à l'œsophage qui s'entrecroise avec le rectum, puis à la branchie (voir par exemple O^2, fig. 9); le nouveau rectum et le nouvel œsophage formés de tissus plus jeunes opposeraient une résistance momentanée et limiteraient l'étendue des régions mortifiées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1895. Caullery (M.). Contributions à l'étude des Ascidies composées (*Bull. scientifique de la France et de la Belgique*).

1895*a*. Caullery (M.). Sur l'interprétation morphologique de la larve double des Diplosomes (*Comptes rendus de l'Ac.*, 25 novemb, T. CXXI).

1882. Della Valle. Le bourgeonnement des Didemnidés et des Botryllidés (*Archives italiennes de biologie*, T. II).

1870. Ganin. Neue Thatsachen aus d. Entwicklungsgesch. der Ascidien (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* T. XX).

1872. Giard (A.). Recherches sur les Synascidies (*Archives de Zool. expérimentale*, T. I.)

1875. Giard. (A.). Développement de l'*Astellium spongiforme* (*Comptes rendus de l'Ac.* n° 81)

1891. Giard (A.). Sur le bourgeonnement des larves d'*Astellium spongiforme* et sur la pœcilogonie chez les Ascidies composées (*Comptes Rendus de l'Ac.*, 2 février).

1862. Gegenbaur. Ueber *Didemnum gelatinosum* (*Arch. für. Anat. und Physiologie*. T. IV).

1885. Jourdain (M. S.). Sur les Ascidies composées de la tribu des *Diplosomidés* (*C. R. de l'Académie*, 5 juin).

1887. Lahille (F.). Sur le système vasculaire colonial des Tuniciers (*C. R de l'Académie*, n° 104).

1890. Lahille (F.). Recherches sur les Tuniciers des côtes de France (*Thèse de Doctorat*, Imprimerie Lagarde, Toulouse).

1859. Mac-Donald. Description du *Diplosoma Rayneri* (*Trans. of the Linnean Society*, Londres).

1892. Oka. Die periodische Regeneration der oberen Körperhälfte bei den Diplosomiden (*Biol. Centralb.*. T. II).

1898. Perrier (Edm.) et Pizon (A.). L'embryon double des Diplosomidés et la tachygénèse (*C. R. de l'Académie des Sciences*. 8 août).

1891. Pizon (A.). Sur la blastogénèse chez les larves d'*Astellium spongiforme* (*C. R. de l'Académie des Sciences*, 19 janvier).

1891*a*. Pizon (A.). Observations sur le bourgeonnement de quelques Ascidies composées (Didemnidés et Diplosomidés) (*C. R. de l'Académie des Sciences*, 16 février).

1893. Pizon (A.). Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés (*Ann. des Sciences naturelles*, T. XIV).

1894. Pizon (A.). Evolution des éléments sexuels chez les Ascidies composées (Diplosomidés) (*C. R. de l'Académie des Sciences*, 1er octobre).

1898. Pizon (A.). Embryogénie de la larve double des Diplosomidés (*C. R. de l'Académie des Sciences*, 14 mars).

1899. Pizon (A.). Etudes biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés (*Bull de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest*, Nantes, T. VIII, fasc. 1).

1899*a*. Pizon (A.). Sur la persistance des contractions cardiaques pendant les phénomènes de régression chez les Tuniciers (*C. R. de l'Académie des Sciences*, 21 août).

1900. Pizon (A.). Etudes biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés 2e partie (*Bull. de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest*, Nantes, T. X. fasc. 1 et 2).

1902. Pizon (A.). Physiologie du cœur chez les colonies des Diplosomes (*C. R. de l'Académie des Sciences*, 23 juin).

1903. Pizon (A.). Evolution des Diplosomidés (*C. R. de l'Académie des Sciences*, 9 novembre).

1893. Salensky. Ueber die Entstehung der Metagenesis bei den Tunicaten (*Biol Centralbl.*, T XIII).

1894. Salensky. Beiträge Zur Entwicklungsgeschicte der Synascidien (*Mitth. zoolog. Neapel*, T. XI).

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes aux différentes figures

a, ampoules vasculaires sanguines.
c, c^1, c^{11}... cœurs.
e, épicarde.
f, fèces accumulées dans le rectum.
i, intestin faisant suite à l'estomac.
r^1, r^2, r^3... rectums.
E^1, E^2, E^3... estomacs des divers ascidiozoïdes.

Remarque. — *Toutes les branchies telles que O^2 (fig. 4 et 5), dont la partie inférieure seule est figurée, sont des branchies adultes avec leurs lobes buccaux étalés; elles n'ont pas été dessinées en entier, faute de place.*

PLANCHE I.

Evolution de l'oozoïde des Diplosomes

fig. 1. — Larve fixée depuis trois jours. Née le 9 août, fixée le 11, dessinée le 14. L'oozoïde avec son sac branchial O^1, ses quatre ampoules vasculaires *a*, son estomac E^1, son intestin *i*, son cœur *c* et le pigment *p* de l'ancienne vésicule sensorielle ; *d*, léger diverticule œsophagien.

B^1 premier blastozoïde engendré par l'oozoïde et qui en est maintenant complètement séparé ; même organisation que l'oozoïde, moins les ampoules vasculaires et le pigment.

Fig. 2. — (16 août). L'oozoïde O^1 a engendré un second sac branchial O^2 non encore ouvert et fixé par son œsophage sur l'œsophage maternel *œ* ; un nouveau rectum r^2 formé sur le rectum r^1 du parent.

Fig. 3. — (19 août). La nouvelle branchie O^2 et le nouveau rectum r^2 fonctionnent depuis 12 heures, greffés sur l'oozoïde O^1 ; l'ensemble est un *ascidiozoïde bithoracique*.

Fig. 4. — (22 août). O^1 dernier reste de la branchie O^1, de son œsophage et de son rectum r^1 entrés en dégénérescence le 20 août au soir. Il reste un ascidiozoïde monothoracique constitué par la nouvelle branchie O^2, le nouveau rectum r^2, l'ancien estomac E^1, l'ancien intestin *i* et l'ancien cœur *c*. Apparition d'une nouvelle branchie O^3 et d'une nouvelle anse digestive E^2.

Fig. 5. — (24 août). Les mêmes, avec les parties nouvelles plus avancées dans leur développement ; la nouvelle anse digestive E^2 renferme dans sa courbure un cœur *c* de nouvelle formation ; la nouvelle branchie O^3 est fixée par son œsophage sur l'œsophage maternel.

Fig. 6. — (26 août). Les mêmes parties encore plus avancées et formant un ascidiozoïde bithoracique et biventrique en activité fonctionnelle. La nouvelle branchie O^3 est ouverte ainsi que le nouveau rectum r^3, encore greffé sur le rectum maternel r^2 ; E^2 nouvelle anse digestive ouverte par son extrémité œsophagienne dans l'œsophage du parent et par son autre extrémité dans le rectum r^2 du parent ; O^4 et O^5, premiers rudiments de deux nouvelles branchies.

PLANCHE II.

Fig. 7. — (27 août, soir). L'ascidiozoïde bithoracique et biventrique précédent vient de se dédoubler en deux autres monothoraciques. L'ancienne branchie O^2 et l'ancien rectum r^2 sont restés associés avec la nouvelle anse digestive E^2 et le nouveau cœur c^{II} ; la nouvelle branchie O^3 et le nouveau rectum r^3 se sont associés avec l'ancienne anse digestive E^1 *i* et l'ancien cœur c^I ; O^4 et O^5, deux nouveaux sacs branchiaux rudimentaires.

Fig. 8. — (30 août, matin). Les deux mêmes. La nouvelle branchie O^4 et le nouveau rectum r^4, s'ouvrent dans le courant de la journée et forment avec O^2 un ascidiozoïde bithoracique ; sur le second ascidiozoïde adulte O^3 il se développe une nouvelle branchie O^5 et un nouveau rectum r^5 qui ne sont pas encore en fonctionnement ; E^3, premiers rudiments d'une nouvelle anse digestive.

Fig. 9. — (31 août). L'ancienne branchie O^2, son œsophage et son rectum r^2 sont entrés en dégénérescence depuis quelques heures ; il reste la nouvelle branchie O^4 et le nouveau rectum r^4 associés à l'ancienne masse viscérale E^2 et c^{II}. Sur le second ascidiozoïde O^3, la nouvelle branchie O^5, le nouveau rectum r^5 et la nouvelle anse viscérale E^3 c^{III} constituent un ascidiozoïde bithoracique et biventrique O^3O^5.

Fig. 10. — (2 septembre, matin). Les restes de O^2 ont complètement disparu ; sur l'ascidiozoïde O^4 il s'est développé une nouvelle branchie O^6 et un nouveau rectum r^6 qui entrent en fonction le même soir, constituant ainsi un ascidiozoïde bithoracique. L'ascidiozoïde bithoracique et biventrique O^3 O^5 vient de se dédoubler en deux monothoraciques O^3 et O^5 ; l'ancienne branchie O^3 et l'ancien rectum r^3 se sont associés avec la nouvelle anse viscérale E^3 c^{III} ; la nouvelle branchie O^5 s'est associée avec l'ancienne anse viscérale E^1 c^I ; O^7 premiers rudiments d'une nouvelle branchie.

PLANCHE III

Evolution du premier blastozoïde issu de l'oozoïde

Fig. 11. — (18 août). L'ascidiozoïde B^1 qui accompagnait l'oozoïde O^1 à l'éclosion (fig. 1) a engendré une nouvelle branchie B^2, un nouveau rectum r^2 et une nouvelle anse digestive E^2 c^{II} ; la petite branchie B^2 est sur le point de s'ouvrir.

Fig. 12. — (20 août). Les mêmes parties en activité fonctionnelle et constituant un ascidiozoïde bithoracique et biventrique avec ses deux branchies B^1 B^2 largement ouvertes.

Fig. 13. — (21 août, soir). Le même venant de se découper en deux ascidiozoïdes monothoraciques suivant le procédé général : la vieille branchie B et le vieux rectum r^1 se sont associés avec la nouvelle anse viscérale E^2 c^{II} ; la nouvelle branchie B^2 et le nouveau rectum r^2 restent associés avec l'ancienne anse viscérale E^1 c^1 ; B^3 et B^4, premiers rudiments de nouvelles branchies ; E^3, premiers rudiments d'une nouvelle anse digestive.

Fig. 14. — (25 août). Les mêmes ; seulement la vieille branchie B^1, son œsophage et son rectum r^1 sont en régression ; les organes restants E^2, c^{II}, i^2 forment avec la nouvelle branchie B^3 et le nouveau rectum r^3 un ascidiozoïde monothoracique. Sur l'autre ascidiozoïde B^2 il s'est développé une autre branchie B^4 sur le point d'ouvrir son orifice, un nouveau rectum r^4 greffé sur celui du parent r^2, un nouvel estomac E^3 et un nouveau cœur c^{III}.

Fig. 15. — (26 août, soir). Les mêmes ; l'ascidiozoïde B^3 est un peu plus volumineux et engendre une autre branchie B^5 et un autre rectum r^5 ; il ne reste plus de traces de B^1 r^1 ; l'autre ascidiozoïde B^2 de la figure précédente est devenu un ascidiozoïde bithoracique et biventrique avec ses deux branchies B^2 et B^4, ses deux anses viscérales E^3 et E^1, ses deux cœurs c^1 et c^{III}, ses deux rectums r^3 et r^4 ; B^6 et B^8, deux nouvelles branchies en formation.

PLANCHE IV

Fig. 16. — (27 août, midi). Les mêmes ; l'ascidiozoïde B^3 présente sa nouvelle branchie B^5 et son nouveau rectum r^5 un peu plus développés ; l'ascidiozoïde bithoracique et biventrique B^2 B^4 se subdivise à ce moment en deux monothoraciques ; l'ancienne branchie B^3 accompagnée du vieux rectum r^2 reste associée à la nouvelle anse viscérale E^3 c^{III} ; la nouvelle branchie B^4 et le nouveau rectum r^4 restent associés à l'ancienne masse abdominale E^1 c^1 ; B^6 et B^8, deux nouvelles branchies en formation.

Fig. 17. — (28 août). Les mêmes ; l'ascidiozoïde B^3 est toujours en activité fonctionnelle avec sa nouvelle branchie B^5 et son nouveau rectum r^5 un peu plus développés ; l'ascidiozoïde B^2 a sa branchie, son œsophage et son rectum r^2 en régression ; sa masse abdominale E^3 c^{III} reste associée avec la nouvelle branchie B^5 et le nouveau rectum r^6 ; l'ascidiozoïde B^4 est resté le même, avec sa nouvelle branchie B^8 et son nouveau rectum r^8 un peu plus développés.

Fig. 18. — (30 août). Les mêmes ; la régression de B^2 et r^2 est plus avancée ; la nouvelle branchie B^6 et le nouveau rectum r^6 constituent avec l'ancienne

masse abdominale E^3 c^{111} un ascidiozoïde monothoracique ; l'ascidiozoïde B^1 est resté le même ; mais sa nouvelle branchie B^8 est plus volumineuse et il apparaît les rudiments d'une nouvelle anse digestive E^4. (L'ascidiozoïde B^3 de la figure 17 n'a pas été figuré ici parce qu'il ne présentait aucune modification notable).

Fig. 19. — (2 septembre). L'ascidiozoïde B^3 de la figure 17 est en régression, ainsi que son œsophage et son rectum r^3 ; la nouvelle branchie B^5 et le nouveau rectum r^5 constituent, avec les organes restants E^2 et c^{11} un ascidiozoïde monothoracique ; l'ascidiozoïde B^6 ne présente pas de modifications appréciables ; les restes en régression B^2 et r^2 qui l'accompagnaient précédemment ont disparu totalement ; l'ascidiozoïde B^1 a maintenant une nouvelle anse digestive E^1, le nouveau cœur c^1, la nouvelle branchie B^8 et le nouveau rectum r^8 complètement développés, le tout formant un ascidiozoïde bithoracique et biventrique sur le point d'entrer en activite fonctionnelle.

PLANCHE V.

Evolution d'une seconde larve de Diplosome

Fig. 20. — (25 août). Larve fixée depuis cinq jours. O^1 l'oozoïde avec son estomac S et son rectum r^1 ; il a engendré une autre branchie O^2 et un second rectum r^2 qui sont sur le point d'entrer en activité fonctionnelle ; les ampoules vasculaires de cet oozoïde n'ont pas été figurées. A^1, ascidiozoïde engendré par l'oozoïde pendant la période larvaire ; S^1, son estomac ; i, son intestin ; c, cœur ; il a engendré une nouvelle branchie A^2 et un nouveau rectum r^2.

Fig. 21. — (26 août). Les mêmes ; la branchie O^1 et son rectum r^1 sont en régression. La nouvelle branchie O^2 et le nouveau rectum r^2 se sont associés aux organes restants S et c pour former un autre ascidiozoïde monothoracique. Pas de changements pour le second ascidiozoïde A^1 dont les productions A^2 et r^2 sont seulement un peu plus développees.

Fig. 22. — (27 août). La même colonie ; les restes O^1 et r^1 sont un peu plus reduits ; l'ascidiozoïde O^2 un peu plus volumineux ; chez l'autre ascidiozoïde, la vieille branchie A^1 et le nouveau rectum r^2 forment avec les organes restants s et c un autre ascidiozoïde monothoracique.

Fig. 23. (29 août). La même colonie ; les restes O^1 et A^1 ont complètement disparu ; il n'y a plus que les deux ascidiozoïdes O^2 et A^2 sur lesquels il se développe respectivement une nouvelle branchie O^3 et A^3, et un nouveau rectum r^3.

PLANCHE VI.

Fig. 24. — (31 août). La même colonie. La branchie O^2, son œsophage et son rectum r^2 sont en régression ; la nouvelle branchie O^3 et le nouveau rectum r^3 sont associés à la masse abdominale restante S et c, et constituent un nouvel ascidiozoïde monothoracique. Pas de changements pour l'ascidiozoïde A^2, si ce n'est que sa nouvelle branchie A^3 et le nouveau rectum r^3 sont un peu plus développés et sur le point d'entrer en activité fonctionnelle.

Fig. 25. — (1er septembre). La même colonie. L'ascidiozoïde O^3 est plus volumineux ; il engendre une nouvelle branchie O^4 et un nouveau rectum r^4;

les restes O^2 et r^2 ont complètement disparu. La branchie A^2, son œsophage *œ* et son rectum r^2 forment un ascidiozoïde monothoracique avec l'ancienne masse abdominale S^1 et *c*.

Fig. 26. — (2 septembre). La même colonie. Le premier ascidiozoïde O^3 ne présente pas de changements appréciables ; l'autre A^3, est devenu plus volumineux et les restes A^2 et r^2 sont beaucoup plus réduits.

Fig. 27. — (4 septembre). La même colonie. La branchie O^3, son œsophage *œ* et son rectum r^3 sont en régression ; la nouvelle branchie O^4 et le nouveau rectum r^4 forment avec l'ancienne masse abdominale S un autre ascidiozoïde monothoracique. L'autre ascidiozoïde A^3 a formé une nouvelle branchie A^4 et un nouveau rectum r^4 (sur la figure, lire r^4 au lieu de r^3, et r^3 au lieu de r^2).

PLANCHE VII.

Etats successifs d'une colonie de Diplosomes

Les figures 28, 29, 30 et 32 représentent les états successifs de la jeune colonie de la figure 1 depuis sa fixation (11 août) jusqu'au 2 septembre, c'est à-dire pendant environ trois semaines. On y retrouve, avec les mêmes lettres, les différents ascidiozoïdes qui ont été figurés isolément sur les planches I à IV, et on y suit en outre la multiplication croissante des tubes vasculaires avec leurs grandes ampoules terminales.

Fig. 28. La jeune colonie le 24 août (la figure 1 la représente le 14 août, au quatrième jour de sa fixation).

Fig. 29. La même le 26 août.

Fig. 30. La même le 29 août.

Fig. 32. La même le 1er septembre ; elle commence à s'étrangler en deux.

PLANCHE VIII.

Fig. 31. Deux larves fixées l'une près de l'autre et soudées par leur tunique. O, l'un des oozoïdes avec ses quatre ampoules vasculaires *a*, le pigment *p* provenant de sa vésicule sensorielle qui a regressé après la fixation ; A, le premier ascidiozoïde bourgeonné par l'oozoïde O. Même explication pour l'autre oozoïde O^1 et son premier blastozoïde A^1.

Fig. 32. Voir l'explication à la planche VII.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome IV, p. 69-100, pl. IX-X
Novembre 1905

NOUVELLES RECHERCHES

SUR LA REPRODUCTION

DES

GRÉGARINES MONOCYSTIDÉES

PAR

LOUIS BRASIL
Préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Caen

Mes précédentes recherches sur la reproduction des Grégarines (**1905**) ont établi l'existence chez certaines Monocystidées d'un processus sexué caractérisé par le dimorphisme des éléments de chaque copulation. Dans une note préliminaire insérée dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (**1905** *a*), j'ai annoncé que la notion d'anisogamie s'étend aux formes les plus anciennement connues de ce groupe aux *Monocystis* des Lombrics. Je donne aujourd'hui la démonstration du fait en publiant les préparations qui m'ont servi.

Il peut paraître singulier que j'aie cru devoir reprendre cette étude de la sporulation des Grégarines des Lombrics, malgré les très importants travaux exécutés tout récemment sur la question par des savants dont la notoriété aurait dû me convaincre *a priori* de l'inutilité de nouvelles observations. Je dirai les raisons qui m'ont déterminé à passer outre.

On le sait, Cuénot (**1901**) et Prowazek (**1902**), aux mémoires desquels je viens de faire allusion ont conclu indépendamment, chacun de

leur côté, à l'uniformité de tous les gamètes d'un kyste. Cuénot, il est vrai, dans la description des faits ne proclame pas explicitement cette homomorphie, mais comme plus loin (p. 632) il se range à l'opinion de Siedlecki (**1899**) qui venait de donner à l'isogamie la valeur d'un caractère différentiel entre les Grégarines et les Coccidies, nous devons croire que s'il n'a pas déclaré la similitude de tous les sporoblastes, c'est que la pensée d'un dimorphisme possible ne lui est pas venue. D'ailleurs, il faut bien le remarquer, les travaux de Cuénot et de Prowazek sont antérieurs à la première constatation des phénomènes d'anisogamie chez les Grégarines. La reproduction de *Lankesteria ascidiæ* était alors seule connue. On ne doit donc pas être surpris que j'aie été amené à supposer qu'un dimorphisme sexuel vraisemblablement très peu accusé — j'en jugeais ainsi d'après *Urospora* — ait bien pu passer inaperçu pour des yeux non prévenus, d'autant plus que les fixateurs employés par les auteurs dont je me proposais de reprendre les observations me paraissaient, ou peu appropriés à un matériel aussi difficile à pénétrer que des kystes de Grégarines (sublimé acétique et mélange d'Hermann employés par Prowazek), ou insuffisants pour obtenir une fixation parfaite (alcool à 70° de Cuénot). L'examen des figures des mémoires cités et leur comparaison avec ce que j'avais obtenu chez *Urospora* mettaient particulièrement en relief, me semblait-il, ce défaut de fixation. D'autre part, et cela n'était pas pour m'arrêter dans mes projets, cet examen même de l'illustration des travaux de Cuénot et de Prowazek me faisait entrevoir, ainsi que je l'ai fait remarquer ailleurs (**1905**), l'existence probable d'un dimorphisme sexuel peu apparent dans les préparations de ces savants, dessiné cependant, mais non reconnu (Cuénot, fig. 22 et 23 ; Prowazek, fig. 11 et 12 *a*).

Le mémoire de Cecconi (**1902**) est, lui, postérieur à la première note de Léger (**1901**) mais ne s'en ressent pas. Cecconi croit bien à la présence dans le couple d'une Grégarine mâle et d'une Grégarine femelle, mais il ne considère nulle part la question du dimorphisme sexuel et ce sont somme toute les conclusions de Siedlecki et de

Cuénot qui sont enregistrées. D'ailleurs la vue des figures aussi bien que la lecture du texte permettent de penser que les préparations de Cecconi ne sont pas irréprochables et qu'en particulier, point essentiel pour nos recherches, elles ne mettent pas en évidence la structure exacte des sporoblastes.

De toutes parts, on le voit, me venaient des raisons de considérer l'isogamie des *Monocystis* des Lombrics comme insuffisamment établie ; c'était plus qu'il n'en fallait pour m'engager à reprendre à mon tour la question, ayant, moi, pour me guider, les découvertes de Léger, de Léger et Duboscq et ce que j'avais vu chez *Urospora* et chez *Gonospora*.

Je n'analyserai pas ici dans un historique méticuleux tous les travaux dont les *Monocystis* des Lombrics ont fait l'objet, ce serait inutilement allonger ce texte d'un nombre de pages bien supérieur à ce que nécessitent l'interprétation de mes préparations et les considérations justifiant cette interprétation. Beaucoup de ces travaux, les plus anciens, n'ont plus qu'un intérêt purement historique, donc à quoi bon les citer si dans la suite de ce travail il ne doit en être fait nul état? Je me suis borné simplement à choisir dans la littérature déjà si vaste des Sporozoaires, d'une part les ouvrages qui peuvent servir à appuyer mes dires, de l'autre ceux qui contiennent les notions aujourd'hui admises et que je me vois dans l'obligation de réfuter. Ce sont seulement ces deux catégories de travaux que je mentionnerai, et cela au fur et à mesure des besoins. En outre je renverrai encore à quelques mémoires pris ceux-là en dehors de la bibliographie des Sporozoaires.

La facilité de se procurer des Lombrics presque partout et leur infection constante par des *Monocystis* expliquent le nombre des observations auxquelles ces Protistes ont donné lieu depuis plus d'un siècle. Et cependant leur évolution n'est encore qu'incomplètement connue, ce que l'on en sait n'ayant même pu quelquefois n'être élucidé

qu'à la lumière de faits découverts d'abord ailleurs. A cela beaucoup de causes. L'une des principales, et je la cite seule parce que j'en ai surtout souffert, vient précisément de l'abondance des *Monocystis*. Je m'explique, c'est nécessaire. S'il ne s'agissait en effet que de l'abondance chez un Lombric déterminé d'une seule espèce de *Monocystis*, on ne saurait que se réjouir devant la multiplication du matériel d'étude, mais ce n'est pas cela ; un seul Lombric peut héberger,— héberge le plus souvent — un certain nombre de *Monocystis* différents, et si l'on parvient à distinguer par leurs caractères morphologiques les formes végétatives, si les dimensions des sporocystes permettent de différencier les kystes mûrs, il est par contre bien difficile de rattacher avec précision sporocystes et kystes à l'une quelconque des formes végétatives.

Cuénot, qui a pu caractériser avec plus de précision que Ruschhaupt (1885) et Labbé (1899) les formes adultes de quelques *Monocystis*, n'a pas cherché à déterminer les kystes, parce que ce serait, dit-il, d'un médiocre intérêt. Je ne suis pas de cet avis. Si, en effet, l'évolution du kyste était la même quelle que soit l'espèce considérée, la détermination de chaque kyste serait, on le conçoit bien, sans grande importance. Mais le cas est très différent. Comme je le montrerai, et comme d'ailleurs Cuénot le fait entrevoir, la maturation du kyste ne suit pas exactement la même marche pour tous les *Monocystis*, et il y aurait, dans la description des processus différents du phénomène, un intérêt certain à pouvoir attribuer à chaque espèce la modalité qui lui est propre. Insister me paraît inutile. Mais voilà, si la distinction peut aisément se faire entre formes végétatives, entre kystes mûrs, voire même entre kystes évoluant, il est un moment où tous les *Monocystis* se ressemblent et où toute détermination devient plus qu'incertaine rendant ainsi également peu sûre toute tentative de filiation ; c'est lorsque l'enkystement vient de se produire et que les noyaux des Grégarines accouplées ne manifestent encore aucune activité ; alors, tout caractère différentiel suffisamment saillant, suffisamment constant, fait défaut et rien ne vient permettre

de déterminer avec sûreté l'origine du kyste considéré. C'est là un obstacle fâcheux, obstacle qui m'a arrêté longtemps et que dans le cas particulier où cependant je me suis placé j'ai vainement tenté de franchir. Pour ne pas augmenter encore le nombre des espèces, j'ai, en effet, limité mes observations aux *Monocystis* d'un seul Lombric, mais ce Lombric, *Lumbricus herculeus* Sav., est un de ceux qui hébergent plusieurs espèces. Il semble, en effet, d'après Cuénot, pouvoir contenir les quatre espèces caractérisées par ce savant lui-même, *M. magna* A. Schmidt, *M. pilosa* Cuénot, *M. porrecta* A. Schmidt, *M. lumbrici* Henle, et de fait j'ai bien rencontré ces quatre formes. Je dirai cependant que pour la dernière, synonyme d'après Cuénot de *M. agilis* Stein, de *M. cristata* A. Schmidt, de *M. tenax* Duj. je n'ai pas toujours reconnu la présence du bouquet de longs poils antérieurs « toujours très visibles », selon le même auteur. La Grégarine que j'ai le plus souvent vue se rapproche bien davantage de celle que figure Butschli par exemple (**1882**, pl. XXXIII, fig. 3*e* et 3*f*) que du dessin de Cuénot (**1901**, pl. XVIII, fig. 2).

De ces quatre espèces *M. lumbrici* (sans poils antérieurs) et *M. pilosa* m'ont semblé les plus communes. *M. magna* est beaucoup plus rare ; je n'ai observé que très peu de fois *M. porrecta*.

Les kystes mûrs peuvent être différenciés ainsi que je l'ai dit par les dimensions des sporocystes qu'ils contiennent. Je pense que tout le monde est d'accord pour attribuer la valeur d'un caractère spécifique à ces mesures et qu'il n'entre plus dans les idées de personne de donner à un seul *Monocystis* des kystes à macrospores et des kystes à microspores. Les sporocystes que j'ai mesurés et qui sont tous d'une dimension remarquablement constante dans un même kyste, m'ont donné trois nombres différents. Les mensurations ont été effectuées sur des sporocystes non fixés ; j'ai noté les grandeurs suivantes :

Sporocystes de 26 à 28 μ
» 20 à 22 μ
» 15 μ

Mais, je le répète, il ne m'a pas été possible de rattacher chacun de ces trois sporocystes à une espèce déterminée des *Monocystis* adultes observés.

Les vésicules séminales des Lombrics coupées en fragments menus ont été fixées dans un mélange analogue à celui qui m'avait déjà servi pour l'étude de la sporulation d'*Urospora* et dont je m'étais très bien trouvé. J'en rappelle la formule, d'ailleurs légèrement modifiée.

Acide picrique	1 gr.
» acétique cristallisable.	15 c. c.
Formol (solution aqueuse du commerce) . . .	60 c. c.
Alcool à 80°	150 c. c.

Les pièces demeurent 24 heures dans le fixateur. Puis, court lavage à l'alcool, déshydration, inclusion à la paraffine suivant les méthodes ordinaires. Les coupes sont colorées à l'hématoxyline à l'alun de fer en observant les temps indiqués dans mon précédent travail, immersion pendant 24 heures dans le bain d'alun de fer à 5 %, pendant 36 à 48 dans la solution d'hématoxyline à 0,5 %. Une seconde coloration — très intense — était obtenue en maintenant les préparations quelque temps dans une solution alcoolique soit d'éosine et d'orange G. soit de lichtgrün et d'acide picrique.

*
* *

Dans cette note je ne m'occupe que des phénomènes qui se passent dans le kyste après sa constitution, je laisserai donc de côté tout ce qui se rapporte à sa genèse. Je dois cependant dire que j'ai toujours vu l'accouplement de deux individus précéder l'enkystement. En cela je suis en accord, pour ne citer que des travaux récents concernant les *Monocystis* des Oligochètes, avec Wolters (1891), Cuénot (1899, 1901), Mrazek (1899), Prowazek (1902) et sans doute avec Bosanquet (1894) et Clarke (1895) bien que ces deux derniers auteurs ne mentionnent pas explicitement l'instant de la sécrétion de la membrane kystique, ce qui est nécessaire comme on va le voir. Si je voulais ne

pas me limiter aux *Monocystis* des Oligochètes, je pourrais allonger encore la liste de ces références, c'est, je crois, inutile ; telle qu'elle est, elle semble suffisante pour opposer à Cecconi (1902) et présente cette force de ne comprendre que des travaux comparables au sien pour le matériel. Cecconi, pour « *Monocystis agilis* Stein », croit à un processus très spécial ; il y aurait des enkystements solitaires et ultérieurement conjugaison deux à deux des kystes. Si Cecconi a réellement étudié *M. agilis*, je pense qu'il fait erreur, j'ai observé l'espèce et je peux en parler. Mais si c'est un autre *Monocystis*, et cela n'a rien d'impossible étant donné l'hôte et son origine, je suis moins affirmatif. Je sais que des enkystements solitaires ont été signalés à diverses reprises ; plusieurs de ces observations demandent il est vrai à être confirmées, mais il en est qui doivent être acceptées. Se pose alors la question de la destinée des kystes ne contenant qu'un individu. La réponse est peut-être dans le travail de Cecconi. Cecconi, annonce en effet « qu'il est certain que les kystes dans lesquels on observe la sporulation sont le résultat de l'union de deux individus, qui viennent en contact intime entre eux et sont recouverts d'une enveloppe kystique commune » et cela quel qu'ait été le processus de l'enkystement. Mais à côté de ces kystes où la sporulation se fait normalement, Cecconi en cite d'autres, ceux ci contenant un seul noyau et présentant ce caractère remarquable que le contenu cytoplasmique s'y résout en une multitude de granulations donnant pour moi l'impression d'une évidente dégénérescence. Et alors tout s'éclaire. La comparaison de ces kystes à deux et à une Grégarine, leur structure si différente, suggèrent immédiatement l'hypothèse très vraisemblable, — forcée même il me semble, — de la nature anormale des enkystements solitaires et certainement met en relief leur destinée fatale : la dégénérescence et par suite la stérilité.

Avant toute modification, quelle que soit l'espèce considérée, le noyau des *Monocystis* accouplés montre simplement un ou plusieurs

karyosomes plongés dans une substance achromatique qui sous l'action du fixateur, revêt l'aspect d'un coagulum granuleux (pl. IX, fig. 10). Le plus souvent, il n'y a qu'un karyosome, mais il peut aussi s'en trouver plusieurs, ils sont alors en nombre indéterminé. La pluralité des karyosomes serait constante, d'après Cuénot, pour *M. magna* et *M. lumbrici*. Ceci ne me paraît pas exact, au moins pour *M. lumbrici* où souvent je n'ai vu qu'un unique karyosome.

Après fixation et coloration, le cytoplasme des *Monocystis* enkystés se montre sous l'apparence d'un large réseau dont les mailles sont finement granuleuses. Il ne m'a pas été permis de découvrir la moindre dissemblance, et cela aussi bien dans l'aspect général que dans le détail de la structure, entre les cytoplasmes des deux associés contrairement à ce qui a été vu chez *Pterocephalus nobilis* par Léger et Duboscq (**1903**), chez *Aggregata sp.* par Léger (**1904**), chez *Urospora* et *Gonospora* par moi-même (**1905**), et même chez *Lankesteria ascidiæ* où Siedlecki (**1899**) note et figure l'affinité différente possible pour les colorants des deux Grégarines d'un même kyste. D'autre part, rappelons que pour *Stylorhynchus*, Léger (**1904**) constate l'identité des cytoplasmes.

Le réseau cytoplasmique ne présente pas d'ailleurs une structure uniforme; lorsque la coupe est orientée de façon à passer à la fois par un méridien de chacun des syzygites, on observe chez ces derniers et se faisant sensiblement vis-à-vis de part et d'autre de la ligne de contact, deux amas mal définis de cytoplasme plus dense (pl. IX, fig. 1, 2, 3, 24). Ces amas paraissent correspondre aux pôles antérieurs des deux Grégarines et il semblerait que pour les kystes qui présentent ces formations, le premier contact entre les associés s'est produit par ces pôles mêmes. Une coupe dirigée parallèlement au plan de séparation des deux syzygites et passant par ce plan ou dans son voisinage immédiat, démontre bien que ces condensations cytoplasmiques occupent les régions en question des deux Grégarines. On voit en effet sur une telle coupe l'amas de cytoplasme dense prendre place au milieu de la figure et se montrer comme

le centre d'émergence d'une irradiation de larges bandes sensiblement rectilignes, bandes s'étendant sur toute l'étendue de la surface visible de l'hémisphère intéressé. Il est évident que dans les conditions indiquées, on a sous les yeux la surface extérieure devenue plane par pression réciproque de l'une des Grégarines accouplées et que les irradiations visibles sur cette surface et qui n'intéressent que très superficiellement le cytoplasme sous-jacent ne sont autre chose que les vestiges longtemps persistants des stries de l'épicyte. La position à leur point de convergence de l'amas cytoplasmique montre donc bien que cet amas occupe l'emplacement de l'un des pôles de la Grégarine. On rapprochera de ces amas les formations rayonnées occupant une situation analogue chez *Lankesteria ascidiæ* et si méticuleusement décrites par Siedlecki (1899).

C'est encore aux stries de l'épicyte que je rapporte ces épaississements cytoplasmiques visibles quelquefois tout le long de la ligne de séparation de deux syzygites (pl. IX, fig. 1) où ils se montrent comme de courtes flammes parallèles normales à cette ligne. Cette disposition rappelle la « plage musculoïde » observée par Léger et Duboscq (1903) chez *Pterocephalus nobilis* mais là uniquement dans la Grégarine mâle.

J'aborde maintenant l'étude des modifications qui dans le kyste amènent la formation des gamètes. Tout d'abord je dirai que jusqu'à la parfaite constitution de ceux-ci il ne paraît y avoir aucun échange entre les deux Grégarines d'un même accouplement. Elles restent indépendantes, simplement accolées. Cuenot (1899) en réfutant les idées de Wolters (1891) est le premier à avoir indiqué cette indépendance et depuis le fait a été plusieurs fois vérifié.

Ce que j'ai dit jusqu'à présent s'applique à tous les *Monocystis* de *Lumbricus herculeus*, l'étude des divisions nucléaires va par contre montrer que si les modifications qui accompagnent la genèse des gamètes se font suivant un processus uniforme dans ses grandes lignes, il y a aussi de remarquables différences de détails qui peuvent

se ramener à trois types principaux, types qui correspondent sans aucun doute à autant d'espèces distinctes.

Malheureusement, ainsi que je l'ai dit plus haut, il ne m'a pas été possible de faire de déterminations au cours de la maturation des kystes et, à mon grand regret, je me vois forcé de laisser anonymes les trois types de multiplication nucléaire que j'ai pu cependant suivre d'une façon suffisamment rigoureuse pour les présenter isolément.

Indistinctement, pour tous les *Monocystis* de *Lumbricus herculeus*, les multiplications se font exclusivement par l'intermédiaire d'une figure mitotique. Ce n'est pas là un fait nouveau, il est connu depuis les observations de Henneguy (1887)[1] et il a été confirmé dans la suite, également pour les *Monocystis* des Oligochètes, par les recherches de Wolters (1891), de Clarke (1895), de Cuénot (1899-1901), de Mrazek (1899), de Caullery et Mesnil (1900), de Prowazek (1902). En ne me tenant pas exclusivement aux *Monocystis* des Oligochètes, je pourrais encore augmenter le nombre des exemples, il est vrai que je trouverais alors des exceptions dont les deux plus connues sont celles que présentent un *Selenidium* étudié par Caullery et Mesnil (1900) et *Cystobia* d'après Woodcock (1904). J'ai déjà mentionné ailleurs (1905) ces exceptions, je n'y reviens pas, mais j'annonce dès maintenant — j'en reparlerai plus loin — qu'à la place des véritables divisions directes décrites par Cecconi (1902) dans le sporocyste de *Monocystis agilis*, j'ai vu d'indéniables figures mitotiques, Prowazek (1902) d'ailleurs également.

Pour chaque type, la première division nucléaire du kyste débute par la désagrégation du ou des karyosomes dont une partie de la substance est cédée au reste du noyau. Cette cession se fait soit par bourgeonnement et chute de quelques grosses sphères de dimensions variables (pl. IX, fig. 7, 9, 11), soit par l'émission d'une masse de petits grains chromatiques (pl. IX,

[1] La division indirecte du noyau des Grégarines a été découverte presque en même temps et d'une façon tout à fait indépendante par Roboz (1886) et par Henneguy (1887). L'observation de ce dernier savant portant seule sur un *Monocystis* des Lombrics, je la mentionne ici plus specialement.

fig. 12, 13, 22). Dans le premier cas ce sont alors les karyosomes secondaires qui se résolvent en totalité ou partiellement en grains chromatiques (pl. IX, fig. 1, 8). Quoi qu'il en soit, quel qu'ait été le processus, le résultat définitif est l'association dans le noyau de granules chromatiques plus ou moins ténus et de sphères plus volumineuses en nombre et de dimensions variables, ces dernières masses présentant l'aspect des karyosomes primitifs. La méthode de coloration que j'ai employée (hématoxyline de Heidenhain) a ceci de défectueux qu'elle m'a empêché de constater la présence signalée de vacuoles dans les karyosomes et les différences de chromaticité entre les masses chromatiques résiduelles et la chromatine typique (Cuénot).

Dès le début de la transformation des karyosomes, un amas granuleux achromatique apparaît dans le noyau en un point de la périphérie. Cet amas est surmonté extérieurement d'un cône très surbaissé au sommet duquel se voit un centriole punctiforme doué d'affinités sidérophiles énergiques (pl. IX, fig. 19). Ce centriole est le centre d'une sphère d'irradiations dont les rayons s'étendent sur un espace considérable. J'ai représenté un de ces appareils centrosomiens vu par le sommet du cône dans une préparation particulièrement réussie (pl. IX, fig. 7). La partie foncée centrale correspond à la projection du cône qui par sa base s'applique sur le noyau. En dehors de ses longues irradiations, la sphère montre une région interne plus densément granuleuse et une région périphérique qui se fond peu à peu dans le cytoplasme ambiant.

Le cône ne tarde pas à se diviser en deux en même temps que le centriole et la sphère ; les deux appareils ainsi formés s'écartent alors (pl. IX, fig. 1, 12) et viennent se placer sensiblement l'un en face de l'autre, mais rarement aux extrémités d'un même axe de symétrie du noyau (pl. IX, fig. 12). Les appareils centrosomiens dédoublés ont la même structure que l'appareil primitif unique ; ils présentent quelquefois mais fort exceptionnellement une hauteur remarquable (pl. IX, fig. 11).

Les deux cônes ayant terminé leur déplacement, des stries éma-

nées des sphères pénètrent alors dans le noyau (pl. IX, fig. 13) et viennent constituer la figure achromatique du premier fuseau. Celui-ci se dispose donc transversalement à l'intérieur du noyau primitif qu'il transperce de part en part (pl. IX, fig. 2, 3, 14). On le voit, pour la situation du premier fuseau et pour son mode d'apparition, je suis tout à fait en accord avec Cuénot (1899-1901). Prowazek (1902) voit autre chose : pour lui, le noyau s'ouvre, déverse une partie de son contenu dans le cytoplasme et c'est alors cette substance rejetée au dehors qui va fournir la chromatine du premier fuseau, tandis que le noyau primitif dégénérera lentement. Un processus très analogue a été décrit antérieurement par Siedlecki (1899) pour ce qui se passe chez *Lankesteria ascidiæ*. Cecconi (1902) n'a pas rencontré, il semble, dans ses préparations, la première division, mais l'émission au dehors par le noyau primitif d'une partie de son contenu et sa persistance malgré la présence de plusieurs petites figures ayant l'aspect de fuseaux lui permettent de confirmer les observations de Siedlecki. Son opinion touchant la situation extérieure au noyau primitif du premier fuseau est donc la même que celle de Prowazek.

Cet exemple de la pénétration dans le noyau de fibres émanées des sphères pour la constitution du fuseau n'est pas unique. Je rappellerai principalement les observations de Harper (1897) sur *Erysiphe communis*, de Swingle (1897) sur *Stypocaulon scoparium*, de Mottier (1900) sur *Dictyota dichotoma* parce que certaines des figures données par ces auteurs (Harper, fig. 6, 7 ; Swingle, fig. 17, 18, 20 ; Mottier, fig. 12, 13) offrent avec la figure 13 de la présente note une ressemblance quelquefois vraiment saisissante.

Dans le premier type de division que j'examinerai, la masse chromatique primitive s'est pulvérisée en une infinité de grains excessivement ténus auxquels peuvent être associées en nombre variable des sphères plus volumineuses (pl. IX, fig. 8). Le fuseau a d'abord la forme d'un tonnelet ventru ; à chacun de ses pôles un corpuscule chromatique est le point d'émergence d'une gerbe de radiations curvilignes (pl.

IX, fig. 2, 3). Les fibres du fuseau bien visibles dans la région équatoriale se perdent vers les pôles dans des masses obscures mal définies appartenant à l'appareil centrosomien. Dans l'ensemble des grains chromatiques du noyau primitif s'est fait un partage très inégal; un petit nombre de grains représentant la chromatine de division sont venus se disposer sur le plan équatorial du fuseau, tandis que le reste chassé de ce dernier encombre les vestiges irréguliers du noyau primitif plus ou moins disloqué.

Les grains chromatiques inclus dans le fuseau constituent une plaque équatoriale disposée en une couronne interne continue — interne, en ce sens qu'elle est entourée extérieurement par un manteau de fibres indépendantes.

La membrane du noyau persiste, mais sans continuité ; elle laisse passer dans le cytoplasme les gros karyosomes qui se dispersent dans toute l'étendue du kyste (pl. IX, fig. 2).

Cette figure de division que je viens de décrire est bien probablement celle que dessinent Henneguy (**1888** : pl. I, fig, 9, 11), Wolters (**1891** : pl. V, fig. 8, 10 ; pl. VI, fig. 1), Cuénot (**1900** : pl. XVIII, fig. 12), Prowazek (**1902** : pl. IX, fig. 1).

Le fuseau s'allonge en même temps que les sphères polaires deviennent plus définies ; les grains chromatiques de la plaque équatoriale glissant sur les fibres gagnent la face interne de ces sphères (pl. IX, fig. 4), pour bientôt s'y appliquer tous (pl. IX, fig, 5). Par suite sans doute de la résistance du milieu ambiant, en s'étirant le fuseau éprouve cette torsion maintes fois décrite. En vue d'une division ultérieure les centrioles polaires se dédoublent.

Les noyaux qui se reforment ne montrent que des grains de chromatine très ténus et dont les dimensions ne sont certainement pas supérieures à celles des chromosomes punctiformes de la première mitose ; ces grains sont d'ailleurs en nombre bien plus restreint et sont tous situés dans l'hémisphère voisin des corpuscules polaires. Il n'apparaît pas de karyosome volumineux. La membrane nucléaire est mince, peu colorable, mal définie (pl. IX, fig. 6). Un filament,

vestige du fuseau, réunit les noyaux issus de la première division et comme la deuxième survient sans intervalle de repos, nous la voyons s'effectuer avant que la chromatine ait eu le temps de se répartir dans tout le noyau, avant que se rompe et disparaisse le reste fusorial.

Dans la deuxième division, comme dans celles qui suivront, la totalité du matériel chromatique nucléaire prend part à la mitose. Toutes les divisions d'ailleurs présentent maintenant le même caractère : le fuseau d'abord dolioliforme avec plaque équatoriale en grains ténus prend au début de l'anaphase en s'écartant de la membrane nucléaire qui disparaît, l'aspect d'une haltère ; le fuseau s'étire de plus en plus, jusqu'à la reconstitution des noyaux-filles, reconstitution toujours précédée de la duplication des sphères et des corpuscules polaires (pl. IX, fig. 18).

Dans la suite des multiplications nucléaires, les mitoses se succèdent d'abord sans longs intervalles de repos ; à peine la membrane du nouveau noyau est-elle formée que celui-ci se divise à son tour ; peu à peu cependant les divisions se font moins rapprochées, une période plus ou moins longue d'inactivité s'intercale entre les divisions consécutives. Pendant un certain temps les divisions de même rang ne sont pas synchrones : à un moment donné on peut en effet observer dans un seul syzygite des noyaux à toutes les phases de la mitose, mais le phénomène se régularise peu à peu et vers la fin tous les noyaux actifs se montrent au même stade. Il y en a bien cependant qui ne suivent pas la règle commune, mais ceux-là sont des noyaux arrêtés pour une cause indéterminée dans leur évolution normale et désignés de ce fait pour la dégénérescence.

Pendant les intervalles de repos les sphères et leurs centrioles restent visibles sans se transformer et ce sont elles qui procèderont à la division ultérieure.

Ici donc, et la figure 6 en particulier qui doit être rapprochée de la figure 19 du mémoire de Cuénot (1901) en donne une démonstration, les appareils polaires des mitoses successives dérivent par divisions également successives de l'appareil centrosomien émané du noyau primitif.

Léger et Duboscq (1903) sont les premiers à avoir observé la présence de centrioles chez les Grégarines. Découverts chez *Pterocephalus*, ces petits corps ont été retrouvés par Léger (1904) chez *Stylorhynchus*, par moi-même (1905) chez *Urospora* et chez *Gonospora*, mais jusqu'ici ils n'avaient été vus qu'annexés à des noyaux — au repos ou en cinèse — ayant déjà subi la division. Les *Monocystis* m'ont permis de mettre en évidence le centriole du noyau initial, d'entrevoir son origine et d'assister à son premier dédoublement. L'apparition du premier centriole donne l'impression très nette que ce corpuscule est auparavant confondu avec la membrane et que le cône attractif d'abord très surbaissé par lequel il reste en relation avec le noyau est formé aux dépens d'une partie de cette membrane qu'il entraîne derrière lui en même temps qu'un peu de la substance intranucléaire, le tout devant servir à la constitution des sphères.

D'une façon générale, il n'est pas toujours facile de mettre en parfaite évidence les asters terminaux du fuseau. Dans une préparation colorée par l'hématoxyline d'Ehrlich et faiblement par l'éosine, j'ai obtenu une figure rappelant tout à fait par l'absence d'irradiations polaires le fuseau de la figure 11 du travail de Cuénot (1901). Mais un traitement énergique de cette même préparation, après décoloration, par l'hématoxyline de Heidenhain et une immersion prolongée dans la solution alcoolique de lichtgrün et d'acide picrique ont fait apparaître aussi nettement qu'ailleurs les asters terminaux. Je crois donc qu'on peut attribuer à une simple insuffisance de coloration l'aspect de la préparation de Cuénot.

Pendant la télophase on voit toute la région moyenne du fuseau s'amincir, s'atrophier, pour ne plus constituer, ai-je dit, qu'un grêle filament unissant les noyaux-filles. Ces derniers sont comme inclus dans un évasement des fibres du fuseau qui au-dessous d'eux se rapprochent et se fondent pour former le filament en question. Il semble que la substance fusoriale se condense et se retire peu à peu aux deux extrémités du fuseau où elle entoure les jeunes noyaux et contribue pour une large part à la constitution de leur membrane.

Dans les deux premières divisions des cellules-mères du pollen chez *Lilium* et chez *Podophyllum peltatum*, comme aussi dans la cellule-mère des spores d'une Algue, *Dictyota dichotoma*, Mottier (**1897**, **1901**) a vu à la fin de la mitose, la réédification des membranes nucléaires s'effectuer aux dépens des fibres du fuseau. Dans la littérature cytologique je ne trouve pas d'autre exemple de ce rôle du fuseau ; par contre je vois que Guilliermond (**1904**), dans les cellules-mères des asques de *Peziza rutilans* reçoit cette impression que la membrane nucléaire dérive d'une partie de la chromatine ; c'est d'ailleurs l'opinion la plus répandue.

Chez les *Monocystis* qui présentent le processus mitotique décrit ci-dessus, les petits noyaux se répartissent sans localisation spéciale dans toute l'étendue du kyste. Je ne parle pas en ce moment des dernières générations nucléaires, celles qui précèdent immédiatement la formation des gamètes, mais seulement des générations qui leur sont antérieures. Pour ces dernières, les noyaux se disposent aussi bien dans l'intérieur du kyste qu'au voisinage de sa surface (pl. IX, fig. 18). Nous le verrons plus loin, c'est un caractère.

La figure 15 du mémoire de Cuénot (**1901**), la figure 2 de celui de Prowazek (**1902**) doivent se rapporter encore à ce premier type d'évolution nucléaire, bien que cependant dans la deuxième de ces figures la forme biconique des fuseaux soit un peu différente de celle que je représente, mais d'un autre côté la dissémination des petits noyaux est bien la même.

Une deuxième modalité mitotique est offerte par ces noyaux où le karyosome initial se différencie simplement au moment de la division en quelques karyosomes secondaires et en un amas de gros grains chromatiques, ces derniers donnant lieu à la formation de chromosomes plus volumineux que dans le cas précédent (pl. IX, fig. 12, 13, 15). La figure 14 par l'importance des masses de chromatine kinétique semble devoir appartenir au type que nous examinons en ce moment, mais les vestiges du premier noyau non incorporés dans

la mitose, se montrent ici bourrés de grains chromatiques résultant de l'émiettement partiel du karyosome primitif ou de ceux qui en sont dérivés.

La chromatine ne demeure pas à l'état de grains, elle s'organise cette fois en chromosomes filiformes (pl. IX, fig. 15). Les sphères sont moins renflées, moins nettement circonscrites que dans le premier type considéré, mais on y retrouve les centrioles excentriques et leur dédoublement pendant l'anaphase. Ici encore la régression du fuseau semble intimement liée à la constitution de la membrane des noyaux-filles[1]. Chez ces derniers, la chromatine n'a pas le temps de se répandre en dehors de l'hémisphère polaire, elle est reprise de suite pour la division suivante. Comme précédemment, pas de karyosomes volumineux dans la suite des noyaux issus du premier et alors emploi intégral de toute la chromatine dans chaque mitose.

Je retrouve le caractère de ce deuxième type de multiplication mitotique dans les figures 11, 13 et 14 du mémoire de Cuénot (**1901**). La figure 15 doit peut-être aussi lui être rapportée, mais c'est moins sûr.

Le troisième exemple de mitose que je décrirai est très différent. Il se rapproche davantage de la division indirecte typique.

Le début demeure le même. Le karyosome cède une partie de sa substance au reste du noyau, mais il se forme ici un véritable spirème souvent volumineux (pl. IX, fig. 19, 20, 21, 22) et la plaque équatoriale qui en résulte est composée d'un peloton de chromosomes épais et allongés (pl. IX, fig. 23). Dans la préparation qui contient cette dernière figure, l'axe de la mitose est perpendiculaire au plan de section, c'est pourquoi on ne voit pas le fuseau ; des déplacements dans les deux sens du tube du microscope permettent de reconnaître la présence des deux sphères polaires.

Ainsi que la figure 24 le met en évidence, les appareils polaires de

[1] Dans la figure 16 (pl. IX), figure qui représente le stade de la reconstitution des noyaux après la première division dans le type actuellement considéré, les membranes nucléaires sont inexactement reproduites. Elles auraient dû être dessinées d'un trait moins foncé et plus indécis.

la mitose sont très volumineux et de forme conoïde ; les chromosomes sont longs et robustes. Le fuseau est lui-même massif, en forme de biscuit vers la fin de l'anaphase. Les stades ultérieurs m'ont échappé.

Les noyaux issus de la première division, comme tous ceux qui suivront, sont là encore dénués de karyosome. Leurs divisions conservent en grande partie les caractères de la première. Le fuseau est d'abord intranucléaire, mais au lieu de présenter la forme en tonnelet des cas précédents, il est biconique (pl. IX, fig. 25). Son apparition suit la formation d'un spirème qui souvent décrit autour de l'équateur du noyau une courbe sinusoïde assez régulière (pl. IX, fig. 26). La suite de la mitose est des plus typiques.

Les petits noyaux qui appartiennent au type que je considère en ce moment ne se répartissent plus indifféremment dans toute l'étendue du kyste ; ils sont toujours périphériques bosselant même la surface des Grégarines, sans que souvent il y ait trace de cytoplasme au-dessus d'eux. Cuénot (**1901**, fig. 17) a précisément représenté un noyau pourvu d'un beau spirème, occupant une telle situation superficielle.

J'ai remarqué que les kystes dont les noyaux suivent dans leurs divisions ce troisième processus, sont toujours relativement de petite taille, le premier processus s'observant par contre dans les kystes les plus volumineux. Je crois de plus, sans toutefois pouvoir l'affirmer d'une façon catégorique, que ces kystes de la troisième sorte sont ceux qui contiennent plus tard les sporocystes les plus grands.

Enfin pour terminer l'énumération des dispositions différentes que peut prendre la figure mitotique dans l'évolution du kyste des divers *Monocystis* du *Lumbricus herculeus*, je signale la figure 17 de cette note, figure qui peut être rapprochée de la figure 15 du mémoire de Wolters (**1891**) et qui rentre difficilement dans l'un quelconque des cas que j'ai distingués. Du reste le nombre des espèces de *Monocystis* parasites possibles de *Lumbricus herculeus* étant supérieur à trois, il n'y a rien que de très naturel de trouver pour le premier fuseau un nombre de modalités également plus considérable.

D'une façon générale, après la formation de la première figure de division, la partie non employée du premier noyau commence à dégénérer. Tous les auteurs sont en accord sur ce point. Ce reliquat s'observe longtemps sous l'apparence d'une masse flou dont la nébulosité s'accentue de plus en plus jusqu'à disparition totale. Les karyosomes qui souvent restent accolés au fuseau (pl. IX, fig. 5, 14, 15) mais qui peuvent aussi se répandre dans toute l'étendue du kyste (pl. IX, fig. 2) persistent très longtemps ; on peut encore les retrouver quand les gamètes sont différenciés, on les retrouve même après la conjugaison de ces derniers. En général les karyosomes demeurent sphériques en se dissolvant lentement, mais lorsqu'ils restent accolés au fuseau ou qu'ils sont inclus dans ses fibres, ils subissent l'influence de son étirement et de ce fait souvent deviennent oblongs (pl. IX, fig. 15, 17).

Comment peut-on interpréter cette exclusion de la première division d'une partie considérable de la substance chromatique du noyau de la Grégarine. Siedlecki (1899) pense que ce peut être une réduction. Prowazek (1902) conservant au mot réduction son sens précis repousse cette idée et, comme Caullery et Mesnil[1] pour le cas de *Selenidium*, il voit plutôt dans le phénomène la dissociation du noyau en une partie douée de propriétés kinétiques et en une autre plus considérable ayant présidé antérieurement en quelque sorte à l'assimilation. Du reste, ainsi que nous le verrons dans la suite, Paehler (1904) a été témoin de phénomènes plus comparables à une véritable réduction et je montrerai qu'on peut encore en trouver des manifestations à un autre moment ; il paraît donc tout indiqué de se rallier à l'opinion de Prowazek. Le noyau de la Grégarine se présentera donc à nous comme l'association intime d'un noyau somatique et d'un noyau germinatif, association cessant avec l'enkystement ; le noyau somatique dégénère alors et meurt, le noyau germinatif don-

[1] Caullery et Mesnil (1900) considèrent comme une épuration nucléaire la persistance après l'émigration des noyaux-filles, d'une bande homogène colorable à la place occupée, chez le *Seledinium* qu'ils étudient, par le noyau primitif. Ce déchet nucléaire disparaît rapidement dans la suite. Ces auteurs ne trouvent rien d'invraisemblable à voir dans l'épuration nucléaire l'élimination de la partie du noyau qui a joué antérieurement un rôle actif dans les phénomènes d'assimilation.

nant naissance par ses multiplications successives aux noyaux sexuels.

Les choses ne semblent pas toutefois se passer toujours aussi simplement. Le cas de *Stylorhynchus* paraît plus complexe. Chez *Stylorhynchus* on ne connaît pas encore d'une façon précise les phénomènes qui accompagnent l'apparition du premier fuseau ; Léger (**1904**) nous apprend seulement que les « quelques observations qu'il lui a été possible de faire lui ont paru confirmer les observations de Cuénot (**1899**) et de Siedlecki (**1899**), à savoir que la chromatine du premier noyau de segmentation se forme dans le suc nucléaire du noyau primitif et est ensuite répartie par mitose entre les deux noyaux-filles. » Mais si le processus de la première mitose a partiellement échappé à Léger, ce même savant a pu suivre avec minutie les divisions suivantes et il nous montre les noyaux issus de la première division donnant naissance au fur et à mesure qu'ils se multiplient à deux types nucléaires différents : 1° des noyaux dont les divisions se font d'abord suivant une mitose simplifiée, ensuite par simple étranglement, constitueraient des noyaux somatiques appelés à dégénérer après quelques multiplications ; 2° des noyaux se divisant ceux-ci par une mitose typique et donnant en dernier lieu les noyaux des gamètes. Si donc, l'origine du premier fuseau de *Stylorhynchus* est conforme dans ses grandes lignes à l'origine de ce même fuseau chez *Monocystis*, il y aurait cependant cette différence à l'actif de *Stylorhynchus* que la séparation des parties végétative et reproductrice du noyau primitif ne serait que partielle au moment de la première division. La séparation définitive serait plus tardive et un reste d'énergie permettrait à la substance nucléaire somatique incorporée à la première mitose de participer à quelques divisions mixtes et de se diviser ensuite pour son propre compte un certain nombre de fois. C'est là un processus un peu différent de celui qu'imagine Mesnil (**1905**) quand il nous apprend que chez *Stylorhynchus* la partie végétative du noyau *isolée* au moment de la première division se divise comme la partie reproductrice.

Des noyaux analogues aux noyaux somatiques de Léger existent-

ils chez *Monocystis* ? Léger le pense. J'ai bien reconnu en effet l'existence dans l'évolution du kyste des *Monocystis* de noyaux frappés de dégénérescence et par cela même ne subissant plus de divisions, mais rien dans l'aspect des noyaux ne peut faire prévoir ceux qui subiront cette déchéance, toute accidentelle à mon avis, et il est impossible au préalable de faire de distinctions entre les noyaux d'un kyste. Cuénot (**1901**) est dans le vrai, je crois, en considérant simplement comme n'ayant pas évolué en temps utile, les noyaux inclus dans le reliquat kystique.

Comme l'indiquent Cuénot (**1901**) et Prowazek (**1902**), peu avant la formation des gamètes tous les petits noyaux se portent à la périphérie de la Grégarine. Je ne pense pas que celle-ci se morcelle comme le croit Cuénot, mais sa surface devient irrégulière, il s'y forme de fortes bosselures et de profondes dépressions et l'on conçoit que dans certaines sections la Grégarine peut paraître se décomposer en plusieurs masses indépendantes avec noyaux périphériques. La désagrégation se produit plus tard, après la mise en liberté des gamètes. Ces bosselures et ces dépressions sont d'ailleurs de peu d'importance si on les compare à la disposition lasciniée offerte au même stade soit par *Lankesteria ascidiæ*, soit encore davantage par *Urospora lagidis*.

Les noyaux parvenus à la surface de la Grégarine subissent encore une ou deux divisions, puis entourés d'une petite masse de cytoplasme s'isolent pour constituer les gamètes.

Les gamètes ou sporoblastes des *Monocystis* des Lombrics sont connus depuis longtemps, Lieberkuhn (**1855** : pl. III, fig. 10), Henneguy (**1888** : pl. I, fig. 13), Wolters (**1891** : pl. VI, fig. 11, 5?, 10?), Clarke (**1895** : pl. XXXI, fig. 2), Cuénot (**1901** : pl. XIX, fig. 20, 24 *pars*), Cecconi (**1902** : pl. V, fig. 10, 11), Prowazek (**1902** : pl. IX, fig. 11) les représentent. Les éléments figurés comme sporoblastes par Bosanquet (**1894** : pl. XXXI, fig. 14) paraissent être plutôt des sporocystes non pourvus encore de leur enveloppe externe. On le

voit, les images sont nombreuses, et j'en omets, mais il n'en est pas une qui représente fidèlement les gamètes.

Les gamètes des *Monocystis* des Lombrics sont de petits corps légèrement piriformes, presque sphériques. Le noyau est tout à fait marginal; il est en relation par l'intermédiaire d'un cône attractif très surbaissé avec un centriole excessivement petit mais que la laque ferrique met en parfaite évidence. Le cône attractif est tourné vers la périphérie du gamète et c'est sa présence qui donne à ce dernier son galbe piriforme. Le noyau est sphérique et, comme l'a remarqué Prowazek, la chromatine est disposée superficiellement. Je ne retrouve nullement dans mes préparations la structure des sporoblastes vus par Cecconi (**1902**). D'après Cecconi, il n'y aurait pas de noyau différencié, mais simplement dans chaque sporoblaste quatre granules chromatiques indépendants dans le cytoplasme. J'ai toujours observé au contraire, comme Crénot d'ailleurs, comme Prowazek, un véritable noyau, très net, muni d'une membrane limitante.

Un fait extrêmement important et qui avait passé inaperçu, c'est le dimorphisme que présentent les gamètes d'un même kyste. Les deux Grégarines accouplées ne donnent pas lieu à la formation de gamètes absolument semblables. Pour l'une ils sont relativement petits avec noyau hyperchromatique ; pour l'autre, ils sont plus volumineux et le noyau contient une moindre quantité de chromatine, celle-ci peut-être même de qualité différente. La dimension du noyau est de plus en rapport avec celle de l'élément qui le contient. La forme extérieure et la disposition générale restent d'ailleurs la même dans les deux cas (pl. X, fig. 27, 29, 30).

Qu'on veuille bien se reporter à la description que j'ai donnée précédemment (**1905**) des gamètes d'une autre Monocystidée, *Urospora lagidis*, et l'on constatera la remarquable similitude qu'offre cette dernière au point de vue du dimorphisme des éléments sexuels avec les *Monocystis* du Lombric. Je dois cependant faire remarquer que je n'ai pas observé de dimorphisme dans l'appareil centrosomien des *Monocystis*.

De même que chez *Urospora*, les éléments sexuels des *Monocystis* ne m'ont pas montré de cils. Du reste, malgré des observations réitérées, je ne suis pas parvenu à les voir en mouvement. Je ne crois pas que beaucoup d'observateurs aient été plus heureux que moi, Prowazek est peut-être le seul à avoir constaté qu'ils présentent une certaine mobilité. Cecconi dit bien « qu'après la disparition de la double paroi de séparation des deux syzygites, les sporoblastes peuvent se mouvoir et nager dans tous les sens dans le kyste » mais je pense qu'il faut comprendre cette phrase plutôt comme l'expression d'une possibilité que comme la relation d'un phénomène observé.

La mobilité propre des gamètes n'apparaît d'ailleurs pas comme une nécessité pour les copulations. C'est un moyen pour les assurer, mais il en est d'autres : les mouvements de l'hôte, les émissions de pseudopodes et les rotations observées les unes par Berdnt (1902) chez *Gregarina cuneata*, les autres par Léger (1904) chez *Gregarina Munieri* en sont des exemples.

Comme je l'ai déjà fait remarquer (1905) le dimorphisme des éléments sexuels des *Monocystis* que je n'avais pas observé alors, mais que je prévoyais, se trouve esquissé dans l'illustration de mémoires antérieurs, sans cependant avoir été reconnu. Je veux parler des figures 22 et 23 du mémoire de Cuénot (1901) et des figures 11 et 12 (zygote *a*) du mémoire de Prowazek (1902) auxquelles sans insister je renvoie le lecteur.

Le dimorphisme est loin de se manifester avec la même intensité pour tous les *Monocystis*. L'exemple que j'ai figuré estcelui où il atteint son maximum. Les gamètes ont là les dimensions suivantes :

1° Petit gamète :	Diamètre.	3 μ 1/2 à 4 μ
	Diamètre du noyau . .	1 μ 1/2
2° Grand gamète :	Diamètre.	4 μ 1/2 à 5 μ
	Diamètre du noyau . .	2 μ

Ces gamètes sont plus petits que ceux qu'a figurés Cuénot. Sur le

gamète de la figure 24 de son mémoire, je mesure les dimensions suivantes :

Diamètre.	7 μ 2
Diamètre du noyau	3 μ 4

De son côté la figure 22 du même mémoire donne pour les diamètres des noyaux d'une copula les deux nombres 2 μ 9 et 3 μ 4.

Le plus petit noyau de cette copula est donc de diamètre encore plus considérable que le plus grand de ceux que je figure. J'ai d'ailleurs moi-même observé des gamètes plus grands que ceux que figure Cuénot et qui, je présume, doivent correspondre aux sporocystes de 20 μ. J'en ai également vu de plus petits que ceux dont j'ai donné ci-dessus les dimensions, mais ceux-là sont tellement exigus qu'il devient difficile de bien analyser leur structure.

Pour les gamètes de grande taille, ceux qui correspondent sans aucun doute aux sporocystes de 26 à 28 μ, le dimorphisme est moins accusé. Il se concentre surtout dans une différence dans les dimensions des deux gamètes et de leurs noyaux; la différence dans le diamètre des noyaux est surtout mise en évidence dans les copula.

La copulation étant opérée entre gamètes différents (pl. X, fig. 31) les deux noyaux se rapprochent et se fusionnent directement (pl. X, fig. 32). La copula qui jusque-là avait conservé une forme voisine de celle des gamètes s'étire peu à peu, le noyau conservant une situation marginale et d'oblong devenant sphérique (pl. X, fig. 33, 34). Je n'ai pu suivre dans la copulation la destinée des centrioles des gamètes, ils doivent cependant y figurer car Prowazek a noté la présence dans de nombreux cas de copulation de deux petites masses condensées assimilables à des sphères. D'un autre côté après la fusion des noyaux sexuels, les sporocystes uninucléés présentent tous, annexé au noyau, un petit cône attractif surbaissé portant un centriole à son sommet. Ce centriole m'a

toujours semblé simple, mais étant donné son exiguïté je ne garantis pas ce détail. Dans les copula et les sporocystes uninucléés de *Stylorhynchus*, Léger (1904) figure des centrioles géminés.

La chromatine, en petits grains dans la copula, paraît subir un remaniement pendant la première période de l'évolution du sporocyste, elle se dispose en grosses plaquettes, en bâtonnets massifs à la périphérie du noyau (pl. X, fig. 34, 38) après avoir passé, il semble, par un stade où elle est pulvérisée et répandue dans toute son étendue (pl. X, fig. 37). Pendant cette transformation, la membrane nucléaire devient presque invisible. C'est alors que le noyau expulse dans le cytoplasme d'abord un gros grain chromatique (pl. X, fig. 35), puis ensuite une sphérule hyaline également de grande dimension (pl. X, fig. 36) et dont on suit très bien la croissance dans le noyau. Il est à noter que dans un kyste donné, toutes les expulsions sont concomitantes et que, sans exception, tous les noyaux des sporocystes y prennent part, les masses chromatiques rejetées étant toutes de même forme sphérique et de même diamètre (pl. X, fig. 28). Ces masses ne demeurent pas dans le voisinage des noyaux, elles sont généralement rejetées à l'une des extrémités pointues du sporocyste. Quel est leur sort ultérieur? Sont-elles émises dans le cytoplasme? Peut-être, mais je n'ai pas constaté le fait, en tous cas elles disparaissent rapidement des sporocystes et lors de la première division nucléaire elles n'existent plus, du moins sous leur forme initiale.

Que faut-il penser de cette émission au dehors d'une partie de la substance nucléaire, d'une certaine quantité du matériel chromatique? Doit-on considérer ce rejet comme représentant un phénomène de réduction, réduction survenant après la karyogamie comme cela se produit quelquefois? Je ne le pense pas. Une véritable réduction ne saurait s'opérer en dehors de la présence d'une figure mitotique. Il ne pourrait donc être question ici que d'un processus d'épuration nucléaire, mais, on se le rappelle, avec d'autres observateurs j'ai déjà donné cette signification à la

dissociation du noyau de la Grégarine lors de la constitution de la première figure de division et il me semble qu'on doit chercher une autre interprétation pour le présent rejet de substance nucléaire. Je suis tout disposé à voir dans cette expulsion un simple phénomène de sécrétion, participation du noyau à l'édification des enveloppes du sporocyste dont l'apparition est imminente, ou plus simplement à la constitution de ces masses chromatiques qui existent à chaque extrémité dans le cytoplasme du sporocyste, masses que Prowazek a signalées et que j'ai constamment retrouvées après la première division nucléaire (pl. X, fig. 39-43). Chez *Stylorhynchus*, d'après Léger (**1904**), on voit parfois après la copulation nucléaire qui se termine par la fusion des deux karyosomes des gamètes, le karyosome désormais unique se porter à la périphérie du noyau pour expulser dans le cytoplasme un grain chromatique. Il y a là un fait à rapprocher de ce qui se passe chez *Monocystis*. Rappelons toutefois que les gamètes de *Monocystis* ne contiennent pas de karyosome différencié, pas plus d'ailleurs que la copula et le sporocyste à l'exception pour ce dernier du grain chromatique expulsé sitôt que produit. Un moment Léger (**1902**) a rattaché l'origine du centrosome de la première division de l'œuf fécondé à cette expulsion par le noyau d'un grain chromatique, mais c'est là une hypothèse abandonnée plus tard (**1904**) par l'auteur lui-même.

Afin d'être en possessoin de tous les éléments intéressant la question, j'ai attendu ce moment pour examiner la possibilité d'interpréter comme phénomène de réduction l'une quelconque des phases de la sporulation des *Monocystis*.

De toutes les émissions nucléaires observées dans le kyste des Grégarines trois ne peuvent être considérées tout au plus que comme des épurations : dissociation du noyau lors de la première division ; expulsion d'une petite quantité de substance karyosomique lors de la maturation des éléments sexuels chez *Stylorhynchus* (Léger) ; expulsion d'une sphérule chromatique par le noyau du sporocyste chez *Monocystis* et chez *Stylorhynchus*. Léger et Duboscq

(1903), d'autre part, ont signalé chez *Pterocephalus nobilis* l'expulsion par l'œuf, au moment où l'élément mâle va s'unir à lui, d'une gouttelette de cytoplasme contenant quelques grains sidérophiles ; ces grains sont trop semblables à ceux que contient normalement le cytoplasme de l'œuf pour que les auteurs en question aient pu considérer autrement que comme une simple réduction cytoplasmique, le rejet de substance qu'ils ont observé.

Au contraire, la présence d'une véritable réduction avec figure mitotique a été reconnue par Paehler (1904) au cours de la maturation des gamètes de *Gregarina ovata*. Un tel phénomène m'a totalement échappé chez *Monocystis* et chez *Urospora*, comme il a échappé dans leurs diverses observations à Siedlecki, à Cuénot, à Prowazek, à Léger et Duboscq, à Berndt, à Léger. Jusqu'à preuve du contraire, il est donc permis de penser que c'est là un processus exclusivement propre à *Gregarina ovata*. Au surplus, je ne suis pas surpris outre mesure de ne pas le retrouver chez les *Monocystis* du Lombric, car je pense qu'on peut considérer comme une véritable réduction chromatique la succession sans intervalle de repos des deux premières divisions nucléaires A vrai dire, je n'ai pas fait le compte des chromosomes dans les deux cas, ce qui eût été nécessaire, mais j'ai pu constater que les grains qui les représentent (premier type de division) sont en nombre bien moins considérable dans les mitoses succédant à la première (pl. IX, fig. 6).

En même temps qu'apparaît l'enveloppe définitive du sporocyste, le noyau se divise (pl. X, fig. 39) suivant le mode indirect. Le fuseau est longitudinal ; il occupe tout l'espace cytoplasmique du sporocyste. Des corpuscules polaires existent sans doute, mais je ne peux l'affirmer, car s'il y en a, ils sont, dans mes préparations confondus avec les masses sidérophiles qui occupent les deux extrémités du sporocyste. Les chromosomes sont au nombre de quatre. Après leur division, ce sont de longs bâtonnets en forme de biscuit, qui se disposent souvent en croix (pl. X, fig. 39). Prowazek

(**1902**) a enregistré cette disposition dans son texte et dans sa planche (pl. IX, fig. 19 et 20) mais ne l'a pas comprise. Prowazek prend les huit chromosomes pour les noyaux des sporozoïtes et, à l'inverse de la réalité, les fait cheminer des extrémités du sporocyste vers la région équatoriale. Puis il tente d'expliquer leur forme par des nécessités en rapport avec la constitution des sporozoïtes ; je dois ajouter qu'au préalable Prowazek note la difficulté que présente l'interprétation de ce stade.

Deux autres mitoses dont il est bien difficile de saisir les détails, mais qui semblent s'effectuer sans particularité bien caractérisée, succèdent à la première, toutes étant séparées par des temps de repos où les noyaux se reconstituent (pl. X, fig. 40-44). Ceux-ci subissent concurremment les divisions. Les fuseaux sont diversement orientés de façon à répartir d'abord les noyaux dans tout le sporocyste.

Cuénot (**1901**) ne croit pas que les divisions nucléaires du sporocyste se fassent par une vraie mitose. Cecconi (**1902**) décrit un processus très voisin de la division directe. Prowazek (**1902**) qui figure des fuseaux n'a pas reconnu l'existence de ce processus. Je ne l'ai pas davantage retrouvé.

Les sporozoïtes se différencient avant que les noyaux soient tous ramenés sur le même plan transversal très voisin de l'équateur, sinon équatorial même, où on les observe dans les sporocystes parvenus à l'état de maturité parfaite.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1902. Berndt (A.). Beitrag zur Kenntnis der in Darme der Larve von *Tenebrio molitor* lebenden Gregarinen. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. I).

1894. Bosanquet (W.-C.). Notes on a Gregarine of the Earthworm (*Lumbricus herculeus*). (*Quart. Journ. micr. Sc.*, Vol. XXXVI).

1905. Brasil (L.). Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. (*Arch. Zool. exp.*, [4], Vol. III).

1905*a*. Brasil (L.). La genèse des gamètes et l'anisogamie chez les Monocystis du Lombric. (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, 13 mars 1905).

1882. Bütschli (O.). Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. (Bd. I, *Protozoa* ; Abth. 1, *Sarkodina und Sporozoa*).

1900. Caullery (M.) et F. Mesnil. Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines. (*Arch. Anat. microsc.*, T. III).

1902. Cecconi (J.). De la sporulation de la « *Monocystis agilis* » Stein. (*Arch. Anat. microsc.*, T. V.).

1894. Clarke (J.-J.). Observations on various Sporozoa (*Quart. Journ. micr. Sc.*, Vol. XXXVIII).

1899. Cuénot (L.). Sur la prétendue congugaison des Grégarines (*Bibliogr. anat.*, T. VII).

1901. Cuénot (L.). Recherches sur l'évolution et la congugaison des Grégarines (*Arch. de Biol.*, T. XVII).

1904. Guilliermond (A.). Recherches sur la Karyokynèse chez les Ascomycètes (*Rev. gén. de Bot.*, T. XVI).

1897. Harper (R.-A.). Kerntheilung und freie Zellbildung in Ascus (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXX).

1887. Henneguy (F.). Formation des spores de la Grégarine du Lombric (*C.-R. Soc. de Biol.*, [8], T. IV).

1888. Henneguy (F.). Formation des spores de la Grégarine du Lombric. (*Ann. de Microgr.*, T. I).

1899. Labbé (A.). Sporozoa. (*Das Tierreich*, Liefg. 5).

1901. Léger (L.). Les éléments sexuels et la copulation chez les *Stylorhynchus* (*C.-R. Acad. Sc. Paris*, 26 août 1901).

1902. Léger (L.). Note sur le développement des éléments sexuels et la fécondation chez le *Stylorhynchus longicollis* F. St. (*Arch. Zool. exp.*, [3], Vol X ; *Notes et Revue*, N°s 4 et 5.).

1904. Léger (L.). La reproduction sexuée chez les *Stylorhynchus* (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. III).

1903. Léger (L.) et O. Duboscq. La reproduction chez *Pterocephalus* (*Arch. Zool. exp.*, [4], Vol. I ; *Notes et Revue*, n° 9).

1855. Lieberkühn (N.). Evolution des Grégarines (*Mém. cour. Acad. Belgique*, T. XXVI).

1905. Mesnil (F.). Chromidies et questions connexes (*Bull. Inst. Pasteur*, T. III, N° 8).

1897. Mottier (D.-M.). Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXX).

1900. Mottier (D.-M.). Nuclear and cell division in *Dictyota dichotoma*. (*Ann. of Bot.*, vol. XIV).

1899. Mrazek (A.). Studia o Sporozoich. I. Deleni jaderné a sporulace u Gregarin. (*Véstnik kral. ceské spolecnosti nauk, Tr. math -prirod.*, N° 25).

1904. Paehler (F.). Ueber die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von *Gregarina ovata*. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. IV).

1902. Prowazek (S.). Zur Entwicklung der Gregarinen (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. I).

1885. Ruschhaupt (G.). Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der monocystiden Gregarinen aus dem Testiculus der *Lumbricus agricola* (*Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XVIII).

1899. Siedlecki (M.). Ueber die geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis ascidiæ* R. Lank (*Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie*, Déc. 1899).

1897. Swingle (W.-T.). Zur Kenntniss der Kern- und Zelltheilung bei den Sphacelariaceen (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXX).

1891. Wolters (M.). Die conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XXXVII).

1904. Woodcock (H.-M.). On *Cystobia irregularis* (Minch.) and allied « *neogamous* » Gregarines (*Arch. Zool. exp.*, [4], T. II; *Notes et Revue*, n° 8).

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures se rapportent uniquement aux *Monocystis* de *Lumbricus herculeus* Sav. Elles ont été exécutées avec l'appareil à dessiner d'Abbe.

Matériel fixé par le formol picro-acétique à l'alcool. Préparations colorées d'abord par l'hématoxyline de Heidenhain, ensuite soit avec de l'éosine-orange, soit avec du lichtgrün-picrique.

PLANCHE IX

Fig. 1. Portion de kyste montrant une partie de chacun des syzygites avant la première division des noyaux. Les karyosomes commencent à s'égrener. De part et d'autre de la ligne de séparation, des vestiges des stries superficielles des Grégarines. × 900.

Fig. 2. La première division nucléaire (premier type). Métaphase. Dissémination du résidu du karyosome. × 800.

Fig. 3. La première division nucléaire (premier type). Métaphase. Le résidu du karyosome sous forme de grains chromatiques remplit les vestiges du noyau primitif. × 900.

Fig. 4. La première division nucléaire (premier type) pendant l'anaphase. × 900.

Fig. 5. La première division nucléaire (premier type) à la fin de l'anaphase. Dédoublement des centrioles. × 900.

Fig. 6. La première division nucléaire (premier type). Télophase. Division des appareils polaires. × 800.

Fig. 7. Le noyau d'un syzygite avec au-dessus sa sphère attractive. Bourgeonnement du karyosome. × 900.

Fig. 8. Le noyau d'un syzygite avec au-dessus, mal différenciée, sa sphère attractive. Emiettement du karyosome. × 900.

Fig. 9. Le noyau d'un syzygite. Mode particulier de désagrégation du karyosome. × 900.

Fig. 10. Le noyau d'un syzygite avant toute transformation. × 900.

Fig. 11. Le noyau d'un syzygite avec l'un des cônes attractifs étiré d'une façon anormale. × 900.

Fig. 12. La première division nucléaire (deuxième type). Différenciation aux dépens du karyosome principal de la chromatine du fuseau. × 900.

Fig. 13. La première division nucléaire (deuxième type). Origine du fuseau par pénétration dans le noyau de fibres astériennes. × 900.

Fig. 14. La première division nucléaire (deuxième type ?). Métaphase. Le fuseau est vu un peu obliquement d'avant en arrière et de droite à gauche. × 900.

Fig. 15. La première division nucléaire (deuxième type) pendant l'anaphase. Dédoublement des centrioles. Les karyosomes accidentellement inclus dans le fuseau subissent un étirement. × 900.

Fig. 16. La première division nucléaire (deuxième type). Télophase. Le résidu du fuseau et du karyosome. × 900[1].

Fig. 17. La première division nucléaire (autre type non suivi). Le fuseau contient un karyosome accidentel et quatre gros grains de chromatine (chromosomes). × 900.

Fig. 18. Portion de kyste avec petits noyaux à différents stades de division (premier type) disséminés dans toute l'étendue de la figure. × 900.

Fig. 19-22. La première division nucléaire (troisième type). Constitution d'un spirème dans le noyau des syzygites. × 900.

Fig. 23. La premiere division nucléaire (troisième type). Plaque équatoriale d'un fuseau dont l'axe est normal au plan de la figure. × 900.

Fig. 24. La première division nucléaire (troisième type) pendant l'anaphase. Dédoublement des centrioles. × 900.

Fig. 25. Kyste avec petits noyaux à différents stades de division (troisième type). Tous les noyaux sont périphériques. × 900.

Fig. 26. Spirème décrivant une courbe sinueuse équatoriale dans un petit noyau (troisième type) vu par l'extrêmité du grand axe. × 1100.

PLANCHE X

Fig. 27. Kyste montrant le dimorphisme des gamètes et la spécialisation sexuelle de chacun des deux syzygites × 800.

Fig. 28. Portion de kyste avec sporocystes, au moment de l'expulsion par le noyau d'une sphérule chromatique. Deux masses résiduelles contiennent des noyaux en dégénérescence et des vestiges du karyosome du noyau primitif. × 700.

Fig. 29-30. Les deux gamètes. × 1600.

Fig. 31. Un zygote avant la fusion des noyaux sexuels. × 1200.

Fig. 32. Un zygote. Fusion des noyaux sexuels. × 1200.

Fig. 33-34. Transformation du zygote en sporocyste. × 1200.

Fig. 35. Sporocyste. Expulsion par le noyau d'une sphérule chromatique (fig. 28). × 1200.

Fig. 36. Sporocyste. Expulsion par le noyau d'une sphère hyaline. × 1200.

Fig. 37. Sporocyste avec chromatine émiettée. × 1200.

Fig. 38. Sporocyste avec chromatine en plaquettes périphériques. × 1200.

Fig. 39-44. Sporocystes. Divisions nucléaires successives pour la formation des noyaux des huit sporozoïtes. × 1000.

[1] Dans cette figure les membranes nucléaires sont trop accusées.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome IV, p. 101 à 181, pl. XI-XIII
Décembre 1905

RECHERCHES
SUR LES
HAPLOSPORIDIES

PAR

MAURICE CAULLERY
Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Paris.

ET

FÉLIX MESNIL
Chef de Laboratoire à l'Institut Pasteur (Paris).

Nous avons créé en 1899 le groupe des Haplosporidies[1], pour deux parasites que nous avions trouvés dans des Annélides marines (*Scoloplos mülleri* Rathke, et *Heterocirrus viridis* Langerh.) et quelques autres formes vues par nous ou d'autres auteurs, et que nous jugions naturel d'en rapprocher. Ce groupe devait constituer, suivant nous, un ordre nouveau de la classe des Sporozoaires. Nous apportons aujourd'hui sur ce sujet, une étude plus détaillée et portant sur un plus grand nombre de types. Nous croyons que l'autonomie des Haplosporidies, admise déjà, du reste, par un certain nombre de zoologistes, ressortira nettement de ces recherches et nous verrons quelles affinités on peut leur attribuer. Nous n'avons pas d'ailleurs la prétention d'apporter la solution complète des questions qui se présentent à propos de ce groupe. Malgré des observations répétées et minutieuses, nous n'avons pu combler certaines lacunes très considérables dans la reconstitution du cycle évolutif,

[1] Orthographié d'une façon fautive *Aplosporidies*. — De ἁπλοῦς simple et σπορά.

par exemple. Mais le présent mémoire aura du moins l'utilité d'attirer l'attention sur ces parasites qui sont assez répandus et ont cependant passé inaperçus jusqu'ici. Nous espérons nous-mêmes pouvoir revenir ultérieurement sur ce sujet.

I. — HISTORIQUE

Nos premières recherches sur les organismes décrits ci-dessous remontent à juin 1897, où l'un de nous étudia, en collaboration avec Marchoux (1897), un parasite nouveau d'un Cladocère (*Chydorus sphæricus*) des environs de Paris, auquel fut donné le nom de *Cœlosporidium chydoricola*. Les affinités de cet organisme apparurent alors d'une part avec les Sarcosporidies, de l'autre avec les *Amœbidium* (Exosporidies d'Ed. Perrier), ce qui apportait une confirmation à l'opinion émise avec d'expresses réserves, par Balbiani (1882), puis par Bütschli (1882), sur la parenté des *Amœbidium* avec les Sporozoaires, et conduisait à étendre la compréhension du groupe des Sarcosporidies et à y créer pour *Amœbidium* et *Cœlosporidium* un nouveau sous-ordre. En même temps, les auteurs faisaient remarquer que « c'est probablement du côté d'*Amœbidium* que devra être » cherchée l'origine ancestrale de tout le groupe des Sporozoaires, si, » ce qui est loin d'être prouvé, il est monophylétique. Le parasi- » tisme externe de cet organisme, la durée assez longue du stade » amibe, plaident en faveur de cette manière de voir. »

Nous trouvâmes, la même année, dans une Annélide marine, *Capitella capitata*, un parasite dont l'évolution présentait quelques analogies avec *Cœlosporidium*, mais surtout avec un parasite de divers Rotifères d'eau douce, bien décrit en 1892 par Bertram (1892), en même temps que diverses Sarcosporidies. Bertram n'avait d'ailleurs songé qu'à des affinités problématiques entre cet organisme et les Chytridinées. Le parasite des Rotifères est très répandu et a été vu depuis le mémoire de Bertram (et même antérieurement) par divers zoologistes. Fritsch (1895) entre autres l'a considéré comme une Microsporidie et l'a appelé *Glugea asperospora*. Nous créâmes (1897),

pour le parasite des Capitelles et celui des Rotifères, le genre nouveau *Bertramia* et nous rapprochâmes ce genre des *Cœlosporidium* et des Sarcosporidies.

En même temps, nous en rapprochions hypothétiquement le *Chytridiopsis socius*, parasite décrit par Schneider (1884) dans l'épithélium intestinal des *Blaps* et des larves de *Tenebrio*, et que cet auteur avait songé aussi à rapprocher des Chytridinées.

Nous avons été amenés à notre conception actuelle en 1899, après avoir rencontré de nouveaux parasites d'Annélides, pour lesquels nous avons créé le genre *Haplosporidium*. Ce genre et les diverses formes énumérées ci-dessus nous semblaient devoir être groupés en un ordre de Sporozoaires distinct et nouveau. D'ailleurs les recherches que l'un de nous avait, entre temps, exécutées, en collaboration avec Laveran (1899), sur les Sarcosporidies, avaient conduit à reconnaître pour ces dernières des caractères plus spéciaux qu'on ne l'avait admis jusque-là (forme toujours fortement arquée des spores ; capsule polaire avec filament spiral). Nous avons en conséquence proposé (1899 *a* et *b*) la création de l'ordre des Haplosporidies pour recevoir les genres *Haplosporidium* et *Bertramia*, et nous y rattachions *Cœlosporidium*, ainsi que le parasite décrit par Schewiakoff (1893) chez les *Cyclops*. Nous résumions de la façon suivante les traits communs à tous ces organismes (1899 *b*) : « L'évolution se fait » de la même façon. Le spore est monozoïque, son noyau est grand » et facile à colorer. Elle ne porte trace, ni de capsule polaire, ni de » filament spiral, ni de différenciation d'aucune sorte à son intérieur[1]. » Il y a donc là une différence avec les Microsporidies chez lesquelles, » de plus, le noyau est, contrairement au cas actuel, très difficile à » colorer.

» C'est en effet au voisinage des Microsporidies que doivent se » ranger nos Haplosporidies. L'évolution d'une *Bertramia*, par

[1] « En ce qui regarde le parasite étudié par Schewiakoff, nous émettons cette » affirmation d'après l'auteur. Ainsi qu'il l'indique lui-même, il serait intéressant d'en » faire une vérification nouvelle. »

» exemple, est parallèle à celle d'une *Pleistophora*, jusqu'à la différenciation des spores. Mais la structure des éléments reproducteurs » n'est pas la même dans les deux ordres et l'exemple de tous les » groupes inférieurs d'êtres vivants montre que c'est dans cette » structure qu'il faut chercher la base de la classification. »

« Des recherches ultérieures, disions-nous enfin, rapprocheront » peut-être des Haplosporidies d'autres organismes déjà signalés par » les auteurs (citons en particulier *Chytridiopsis socius* A. Schneider » et *Myxocystis ciliata* Mrázek) et feront, nous en sommes convaincus, connaître de nouvelles formes. »

De toutes récentes recherches de Hesse (1905) ont fait connaître la sporulation des *Myxocystis* et montré qu'il s'agissait de véritables Microsporidies.

Quant aux *Amœbidium*, l'un de nous écrivait à la même époque (1899) : « C'est aussi au voisinage des Sporozoaires Endosporés[1] » (*Néosporidies* de Schaudinn) que l'on doit classer les *Amœbidium*. » Balbiani les a rapprochés le premier des Sarcosporidies. La ressemblance de leurs états végétatifs avec ceux des *Cœlosporidium* » est venue apporter un argument de plus à cette idée. On peut » les considérer comme le type d'un ordre aberrant de Sporozoaires » endosporés et adopter le nom d'Exosporidies proposé par Ed. Perrier. A ces Exosporidies, appartiennent probablement les *Siedleckia* Caullery et Mesnil (1898) et les *Exosporidium* de R. Sand » (1898). »

L'ordre des Haplosporidies a été généralement accepté. Minchin (1903), qui a publié la meilleure et la plus complète des monographies récentes sur les Sporozoaires, a adopté la plupart de nos conclusions ; s'il n'a pas incorporé dans les Haplosporidies le parasite décrit par Schewiakoff et le *Chytridiopsis socius*, il indique cependant que c'est vers cet ordre que sont leurs affinités probables et ses réserves ne diffèrent guère des nôtres (v. *infra*).

[1] Comprenant les Myxosporidies, Microsporidies, Sarcosporidies et Haplosporidies.

Diverses recherches ont été publiées dans ces dernières années sur ces divers types.

Les *Bertramia* des Rotifères avaient été vues dès 1888 par Minchin qui a résumé ses observations dans le *Treatise on Zoology* de E. Ray Lankester. Elles ont été réétudiées d'autre part par Przesmycki (**1901**), L. Cohn (**1902**), Zacharias (**1902** et **1903**), Rousselet (**1902**). Zacharias (**1903**) a trouvé un nouvel hôte de *Cœlosporidium*. Stempell (**1902** et **1903**) a décrit sous le nom générique de *Polycaryum*, deux espèces parasites des Branchipes et des Daphnies, dont il fait ressortir (**1903**) les affinités étroites avec *Cœlosporidium*. Un autre parasite des Daphnies, *Blastulidium*, a été rencontré, aux environs de Bordeaux, par Ch. Pérez (**1903** et **1905**) et rapproché par lui des Haplosporidies.

Enfin nous avons nous-mêmes pu observer de nouvelles Haplosporidies que nous avons brièvement signalées déjà (**1905** *a* et *b*) : d'abord trois espèces parasites d'Annélides marines, dont deux rentrant dans le genre *Haplosporidium* (*H. marchouxi*, dans *Salmacina dysteri* et *H. potamillæ* dans *Potamilla torelli*) et une pour laquelle nous avons créé un genre distinct très voisin (*Urosporidium fuliginosum* dans *Syllis gracilis*) ; puis une espèce d'*Haplosporidium* (*H. vejdovskii*), que nous devons à l'amabilité de notre collègue, le professeur Vejdovsky de Prague, et qu'il avait rencontrée dans une Oligochète de Bohême (*Mesenchytræus flavus*). Enfin, nous avons observé, chez les Poissons marins, deux organismes qui nous paraissent devoir se placer à côté des *Bertramia* ; l'un a été trouvé à Wimereux et à l'anse Saint-Martin, dans les tubes glandulaires de l'estomac des Motelles et des Liparis; l'autre, parasite de *Crenilabrus melops*, nous a été obligeamment communiqué par MM. Fabre-Domergue et Pettit.

Il s'en faut que toutes ces formes soient complètement connues. Plusieurs d'entre elles n'ont été observées qu'à l'état végétatif ; peut-être la connaissance complète de leur sporulation apportera-t-elle des modifications aux rapprochements que nous faisons actuellement.

Mais le nombre même de ces divers types nous a paru une raison suffisante pour ne pas différer davantage un exposé d'ensemble de ce qui a été vu sur eux, malgré les lacunes que nous sommes les premiers à constater dans ces connaissances et dont nous savons toute l'importance.

II. — LISTE DES ESPÈCES

Nous subdivisons l'ensemble des formes en quatre groupes. Nous considérons les trois premiers comme suffisamment caractérisés pour en faire des familles de notre ordre ; le quatrième comprend des formes d'affinités encore douteuses, mais qui devront peut-être, probablement même, être rangées dans les Haplosporidies. Dans un cinquième paragraphe, nous passerons rapidement en revue quelques formes, ayant certaines affinités pour les Haplosporidies, mais qu'on est tenté, en l'état actuel de nos connaissances, d'en exclure.

Groupe I. — Famille des *Haplosporidiidæ* comprenant les genres *Haplosporidium* Caullery et Mesnil 1899 et *Urosporidium* C. et M. 1905, avec les espèces :

1. *Haplosporidium heterocirri* C. et M. 1899, parasite dans *Heterocirrus viridis*.

2. *Haplosporidium scolopli* C. et M. 1899, parasite dans *Scoloplos mülleri*.

3. *Haplosporidium marchouxi* C. et M. 1905, parasite dans *Salmacina dysteri*.

4. *Haplosporidium potamillæ* C. et M. 1905, parasite dans *Potamilla torelli*.

5. *Haplosporidium vejdovskii* C. et M. 1905, parasite dans *Mesenchytræus flavus*[1].

6. *Urosporidium fuliginosum* C. et M. 1905, parasite dans *Syllis gracilis*[2].

[1] Nous avons trouvé en août 1905 une 6e espèce d'*Haplosporidium* chez un jeune individu de *Polymnia nesidensis*, Térébellien commun dans les mares à *Lithothamnion* de l'anse St.-Martin. Nous la décrirons ultérieurement.

[2] Voir la note p. 124 au sujet de 2 autres Syllidiens parasités par des *Urosporidium*.

Toutes sont parasites d'Annélides, sont étroitement voisines et connues à la fois sous la forme végétative et à l'état de spores.

Groupe II. — Famille des *Bertramiidæ* comprenant les genres *Bertramia* C. et M. 1898 et (provisoirement) *Ichthyosporidium* C. et M. 1905, avec les espèces :

7. *Bertramia capitellæ* C. et M. 1898, parasite de *Capitella capitata* (Annélide).

8. *B. asperospora* Fritsch 1895, parasite de Rotifères.

Toutes deux connues aussi à l'état végétatif et à l'état de spores.

9. *Ichthyosporidium gasterophilum* C. et M. 1905, parasite de divers Poissons (*Motella mustela* et *Liparis vulgaris*).

10. *I. phymogenes* C. et M. 1905, parasite du *Crenilabrus melops*, ces deux derniers encore très incomplètement connus sous l'état sporulé.

Groupe III. — Famille des *Cœlosporidiidæ* comprenant les genres *Cœlosporidium* Mesnil et Marchoux 1898, *Polycaryum* Stempell 1901 et (peut-être) *Blastulidium* Ch. Pérez 1903, avec les espèces :

11. *Cœlosporidium chydoricola* Mesn. et March. 1898, parasite de *Chydorus sphæricus*.

11 *bis*. Espèce, peut-être nouvelle, vue par Zacharias chez *Bosmina longirostris*.

12. *Polycaryum branchipodianum* Stempell 1901, parasite de *Branchipus grubei*.

13. *P. læve* Stempell 1903, parasite de *Daphnia longispina*.

14. *Blastulidium pædophthorum* Pérez 1903, parasite de *Daphnia obtusa*.

Groupe IV. — *Formes à affinités douteuses, devant rentrer probablement dans les Haplosporidies.*

15. *Scheviakovella* (n. g.) *schmeili* (L. Pfr 1895), parasite de divers Crustacés (*Cyclops*, etc.).

16. *Chytridiopsis socius* A. Schneider 1884, parasite de *Tenebrio molitor* et des *Blaps*.

17. *Cœlosporidium blattellæ* H. Crawley 1905, parasite de *Blattella germanica*.

Diverses *Sérumsporidies* de L. Pfeiffer, un parasite de *Ptychodera minuta* (Spengel), un parasite des Temnocéphales (Wacke).

III. — FAMILLE DES HAPLOSPORIDIIDÆ

Genre *Haplosporidium* C. et M. 1899

1. *Haplosporidium heterocirri* C. et M.

(Pl. XI, fig. 1-15)

Caullery et Mesnil, 1899

H. heterocirri est une espèce relativement commune dans les *Heterocirrus viridis* Langerh. des mares à *Lithothamnion* de la zone littorale de l'anse Saint-Martin[1]. Le parasite est situé à la face profonde de l'épithélium intestinal, au contact du sinus sanguin. On trouve en abondance les différents états de son développement sporogonique.

Kystes mûrs et spores. — Les kystes mûrs sont ellipsoïdaux et mesurent environ 50-60μ de grand axe sur 30-40μ de petit axe. Ils renferment un très grand nombre de spores. Les spores elles-mêmes, que l'on peut faire sortir facilement, par pression sur le kyste, ont aussi un contour elliptique, tronqué cependant à l'un des pôles qui est en forme de couvercle à peu près plan. La spore mesure 6,5 μ de longueur sur 4 μ de largeur ; sa paroi est assez épaisse et porte extérieurement un grand nombre de filaments, formant une sorte de chevelu, d'abord disposé en pinceau aux deux extrémités (fig. 1 *a* de la pl. XI et 1 fig. 1 du texte, p. 125), puis rayonnant dans toutes les directions, surtout après séjour dans l'eau de mer (fig. 1 *b*). Ce chevelu est d'ailleurs visible facilement dans le kyste, même sur les matériaux, conservés, surtout sur les coupes tangentielles à la surface du kyste (fig. 14). Ce chevelu représente une enveloppe qui se retrouve dans

[1] Près le cap de la Hague (Manche.)

les autres espèces d'*Haplosporidium*. Le contenu de la spore est mononucléé.

Développement. — On trouve dans l'épithélium de l'hôte (fig. 2), entre les noyaux et la face externe, baignant dans le sinus sanguin, tous les stades du développement. Il est d'abord extrêmement facile (v. fig. 2,3 *a* et 4 *a*) de trouver des petits stades mesurant 3-5μ de diamètre et présentant 2 et 4 noyaux. On trouve d'ailleurs les mêmes stades en voie de karyokinèse (v. fig. 3 *b* et *c*, 4 *b*). Les stades suivants sont plus rares, mais en cherchant un peu, on trouve des stades 8, des stades 16 (v. fig. 5 et 6; 5 *b* et 6, préparation à une karyokinèse), etc. — Les noyaux se multipliant, on a des aspects tels que ceux de la figure 2, à un grossissement relativement faible. Quand le nombre des noyaux est devenu assez élevé, on aperçoit autour de chacun d'eux un système de cloisons polygonales délimitant des territoires cellulaires indépendants (fig. 8-9). Plus on avance dans le développement, plus les noyaux deviennent petits.

Il est bon cependant de signaler certains stades ayant un nombre de noyaux très variable et où ceux-ci sont grands et relativement très peu chromatiques (v. fig. 7). Peut-être n'est-ce là que la phase de repos nucléaire des divers stades précédents.

Nous avons observé un certain nombre d'états du parasite, où les noyaux, avec l'aspect et les dimensions de ces derniers cas, se groupent intimement par deux (fig. 10). Ces couples de noyaux, avec une masse protoplasmique, s'isolent les uns des autres, formant ainsi des corps binucléé. Nous n'avons jamais pu observer de groupements de ces noyaux par 4. Comment faut-il interpréter ces stades à groupement binucléés? Si l'on se reporte à la description des autres espèces (v. notamment *H. marchouxi*), on sera tenté d'y voir le prélude de la formation des spores. Dans cette hypothèse, les noyaux du parasite formant encore une masse protoplasmique continue, parvenus à un certain nombre, s'isoleraient en cellules distinctes qui se diviseraient une fois pour donner les corps binucléés en question et peut-être une seconde (que nous n'avons pas cons-

tatée) pour former 4 cellules devenant 4 spores. Mais on pourrait supposer aussi, d'après l'aspect peu chromatique de ces noyaux géminés, qu'ils forment, avec les stades à noyaux grands et peu colorables dont nous avons parlé ci-dessus, une série constituant la propagation schizogonique d'*H. heterocirri*. Il y a, d'une façon incontestable, une certaine similitude entre les stades à noyaux couplés et les états binucléés que l'on trouve isolés dans l'épithélium intestinal. Nous considérons cependant la première hypothèse comme plus vraisemblable.

Il y en aurait enfin une troisième, au sujet de ces stades géminés et nous la retrouverons pour les autres espèces du genre *Haplosporidium*, c'est que ces couples sont un stade d'une copulation précédant la formation des spores. De plus en plus, on rencontre des phénomènes de sexualité à cette phase du cycle des Protozoaires, Nous discuterons cette question pour toutes les espèces (v. *infra*, p. 129).

La différenciation des spores est assez facile à suivre. On voit en effet des stades où les diverses cellules d'un kyste sont isolées les unes des autres et s'entourent d'une membrane qui a la forme de la future spore, mais est mince et claire (fig. 12 et 13). Dans chacune des jeunes spores, on voit sans difficulté le noyau et, vers le pôle aplati, une petite masse sphérique qui se colore d'une façon un peu différente et est généralement entourée d'une auréole claire. Cette différenciation ne se retrouve pas sur les spores mûres (fig. 14).

Au moment où les spores se différencient, on trouve parfois dans les kystes un certain nombre de masses chromatiques massives avec des restes de protoplasme plus ou moins abondant autour d'elles (fig. 11). Il est facile de reconnaître que ce sont des restes de noyaux. Il semble donc résulter d'aspects tels que celui de la figure, que toutes les cellules d'un stade qui précède la formation des spores ne se transformeraient pas en spores, mais qu'un certain nombre avorteraient. Toutefois nous n'avons pas vu ces corps de rebut d'une façon constante et on ne les retrouve pas dans les stades plus avancés. Les spores s'individualisent quand leur membrane est encore mince ;

on voit alors une série de stades où cette membrane s'épaissit, et, aux stades avancés, on constate, à la surface extérieure, un chevelu.

Tels sont les faits et leur interprétation encore incomplète. Nous devons signaler, à côté des corps précédemment décrits, quelques productions plus rares et très petites que l'on trouve dans l'épithélium des *Heterocirrus*. Elles mesurent (fig. 8) environ 15 μ ; le protoplasme est assez chromophile. Un examen attentif montre que ces masses présentent un très grand nombre de noyaux très petits, contigus les uns aux autres, où l'on distingue une membrane fine et un point chromatique intérieur. Est-ce un stade du cycle évolutif d'*Haplosporidium heterocirri*, ou cela appartient-il à un autre parasite? nous ne pouvons nous prononcer.

2. *Haplosporidium scolopli* C. et M.

(Pl. XI, fig. 16-29)

Caullery et Mesnil, 1899.

Cette espèce a été trouvée par nous dans les *Scoloplos mülleri* Rathke de la zone littorale de l'anse Saint-Martin. Les individus parasités sont rares ; nous n'en avons pas rencontré plus de quatre ou cinq parmi les très nombreux que nous avons eus sous les yeux pour nos recherches sur les Orthonectides et sur les *Siedleckia nematoïdes*. La station exacte où nous les avons trouvés est dans le sable fin (sablon) qui découvre aux marées de syzygie, juste au centre de l'anse ; c'est dans la même station qu'ils renfermaient des Orthonectides.

Nous avons recherché sans succès ce parasite chez les *Scoloplos mülleri* à Wimereux.

Le parasite se présente à son état final sous forme de longues masses (fig. 16) enveloppées d'une membrane, mesurant 100 à 150 μ de longueur sur 20 à 30 μ de largeur, et renfermant de très nombreuses spores. Souvent plusieurs masses sont réunies les unes aux autres en rosaces.

Les spores ont la forme d'un ellipsoïde allongé mesurant 10 μ de grand axe sur 6 μ 1/2 de petit axe. Elles ont une membrane résistante qui s'ouvre à l'un des pôles par un clapet (fig. 17 et 2 fig. 1 du texte, p. 125). Nous avons vu ces spores s'ouvrir ainsi, au contact de l'eau de mer ou de réactifs. Il y a en outre une membrane externe beaucoup plus délicate qui n'est souvent reconnaissable qu'à quelques débris (fig. 17 *b* et *c*). La spore est remplie d'une masse de protoplasme avec un noyau unique vésiculeux, se colorant facilement.

A côté des kystes mûrs, on rencontre des masses plus ou moins allongées, se présentant *in vivo* sous un aspect de protoplasme granuleux, parfois de teinte brunâtre, avec un certain nombre de vacuoles claires qui sont les noyaux.

Le parasite, au moins à son état final, nous a paru occuper la cavité générale de l'hôte. L'un des *Scoloplos* rencontré par nous (postérieurement à notre note préliminaire), avait dû être parasité plus récemment que les autres, car il ne renfermait pas de kystes avec spores, mais une abondance de stades de développement, certains de teinte brunâtre. C'est le seul où nous ayons pratiqué des coupes. Nous avons constaté que tous les *Haplosporidium* y étaient renfermés dans les vaisseaux sanguins. Aucun n'était dans la cavité générale. La figure 18 montre, à un faible grossissement, un vaisseau longitudinal du *Scoloplos*, sur la longueur d'un segment (emprunté à une coupe longitudinale de l'Annélide); on voit combien le parasite y est abondant.

Les états les plus jeunes se rencontrent surtout dans les vaisseaux des branchies de l'Annélide, mais aussi dans ceux du tronc. Il faut mentionner d'abord des stades à deux noyaux (fig. 19) qui se colorent avec plus ou moins d'intensité, probablement suivant la proximité plus ou moins grande d'une division cellulaire. La figure 19 *d* montre un de ces stades 2 en karyokinèse. Les chromosomes se répartissent (ceci se retrouve aux stades beaucoup plus avancés) en deux groupes principaux. Les figures 20 *a-c* montrent divers aspects du stade à

quatre noyaux et la figure 21 un stade à huit noyaux. On trouve en abondance des stades à noyaux plus nombreux et aussi plus gros que ceux que nous venons de décrire, comme le montrent les figures 22 à 25 faites au même grossissement.

Ces stades où les noyaux finissent par être fort nombreux (v. fig. 18) montrent de très grandes variations de chromaticité, suivant la phase de la vie des noyaux. Il y a lieu de signaler que, tantôt on constate des figures à noyaux régulièrement écartés les uns des autres, tantôt au contraire serrés en une ou deux files longitudinales et offrant alors un réticulum chromatique et un nucléole périphérique d'aspect tout à fait spécial. Au moment de la karyokinèse, dans les stades avancés, la chromatine s'accumule d'une façon massive au centre des noyaux. Autour de la chromatine, on remarque un espace très clair, délimité par une membrane très nette qui persiste pendant toute la division du noyau (v. fig. 25). La chromatine, pendant la karyokinèse, se répartit en deux amas principaux (v. fig. 26).

Quelle est la signification de la membrane dont il vient d'être question? L'examen des préparations et la comparaison avec les autres Haplosporidies poussent à conclure que c'est la membrane nucléaire elle-même.

Finalement, tous ces corps, qui baignent dans une masse plasmodiale granuleuse commune, s'isolent les uns des autres pour constituer les sporoblastes et il semble bien que les membranes en question sont devenues celles des sporoblastes eux-mêmes. Nous ne nous dissimulons pas que c'est là un fait paradoxal qui réclamerait l'examen de matériaux plus nombreux que ceux dont nous avons disposé.

Les sporoblastes une fois isolés, leur noyau se divise en 2. Nous n'avons pas suivi le début de cette division. Il en résulte un aspect tel que le représente la figure 27. On pourrait, il est vrai, interpréter ce stade comme une conjugaison, d'autant plus qu'à côté des corps binucléés, il en est d'autres plus petits et uninucléés. Mais

d'autres cas indiquent une nouvelle division des deux noyaux, pour en donner quatre (fig. 28). Il semble donc bien que l'on se trouve simplement en présence d'une double division nucléaire des sporoblastes aboutissant à la formation de 4 spores par chacun d'eux. D'autres espèces, comme *H. marchouxi*, montrent ce processus avec une parfaite netteté et certaines autres, comme *Urosporidium fuliginosum*, ne nous ont offert aucune trace de conjugaison à ce stade; or il est bien vraisemblable que s'il y avait un phénomène de sexualité à cette phase du cycle, dans *H. scolopli*, on en trouverait l'équivalent chez toutes les espèces voisines.

Nous devons mentionner que, chez le *Scoloplos* où le parasite était seulement à l'état végétatif, à côté des masses plasmodiales plurinucléées que nous venons de décrire, il y en avait, dans les vaisseaux, d'autres tout à fait analogues, mais dans lesquelles, au lieu de noyaux, on trouvait des vacuoles qui ne se coloraient par aucun des procédés que nous avons employés. Il n'y a aucun doute, d'après leur aspect général, que ce sont des productions appartenant à l'*Haplosporidium*. Nous ne voyons pas l'interprétation précise; peut-être sont-ce des parasites en dégénérescence.

Nous ne pouvons pas non plus, pour ce parasite, faire la part précise, parmi les états végétatifs, de la schizogonie et de la sporogonie; il faudrait pour cela disposer d'individus fraîchement parasités. Il est très possible que les masses plasmodiales plurinucléées se multiplient par simple scissiparité (*plasmotomie*), pendant un certain temps, avant de donner des sporoblastes. Mais il se pourrait aussi que tous ces corps soient d'emblée destinés à former des spores et que la multiplication endogène du parasite soit assurée par la production des petits stades binucléés.

3. *Haplosporidium marchouxi* C. et M.

(Pl. XI, fig. 30-43)

Caullery et Mesnil, **1905** *a*.

Cette espèce est parasite dans les *Salmacina dysteri* de l'anse

Saint-Martin. Nous l'avons recherchée sans succès dans les Salmacines à Wimereux, où elles sont très abondantes et forment des cormus considérables [1].

Nous avons trouvé environ un tiers des individus parasités. Quand l'infection est déjà ancienne, on trouve principalement des kystes avec des spores formées, mais accompagnés de quelques stades de développement. Le parasite a envahi complètement la région abdominale qui n'offre plus de produits génitaux. Sur des individus où l'infection était plus récente, on trouvait encore des ovules et des spermatozoïdes mûrs ou en voie de maturation. La stérilité doit donc s'établir progressivement.

Kystes mûrs et spores. — Les kystes (fig. 30) sont sensiblement sphériques et renferment un assez grand nombre de spores. Ils mesurent environ 80 μ de diamètre. Les spores (fig. 31 et 31 *a* et 4, fig. 1 du texte, p. 125), qui ressemblent beaucoup à celles d'*H. scolopli*, sont ovoïdes, mesurent 10 à 12 μ environ, suivant le grand axe, et 6 à 7 dans la direction perpendiculaire. Elles ont nettement deux enveloppes, l'externe mince, l'interne assez épaisse et rigide. Cette dernière se termine par une surface arrondie à l'un des pôles tandis que l'autre pôle est nettement aplati. Ce dernier peut se soulever en forme de clapet, ce qui survient sur beaucoup de spores quand on fait des préparations.

Le contenu de la spore est granuleux et renferme un noyau unique, sphérique, assez volumineux, qui se présente comme une vacuole claire sur le vivant (fig. 31) et se colore avec beaucoup de facilité (fig. 31 *a*).

[1] Dans les Salmacines de l'anse Saint-Martin, elle est accompagnée d'un autre parasite, que nous avons trouvé aussi chez divers Sabelliens (*Oria armandi*, *Amphiglene mediterranea*, *Fabricia sabella*, *Jasmineira elegans*, *Myxicola dinardensis* et plus récemment *Potamilla torelli*) et Spirorbes, et que nous avons brièvement signalé sous le nom de *Toxosporidium sabellidarum*. Il n'existe pas non plus à Wimereux, ni dans les Salmacines, ni dans les *Fabricia*. Nous comptons le décrire prochainement avec figures.

L'intestin des mêmes Salmacines renferme une Grégarine du groupe des *Selenidium*, qui montre la division nucléaire multiple déjà décrite par nous (1900) chez des formes voisines et qui paraît être caractéristique du groupe.

La membrane externe, attachée à l'interne à son extrémité arrondie, est très fragile.

Développement. — Bien que nous ayons eu d'assez nombreuses Salmacines parasitées et des stades très variés, nous n'avons pas pu classer ces formes suivant un cycle absolument clair.

Sur des Salmacines parasitées depuis un temps relativement court, c'est-à-dire ayant encore des produits génitaux et n'offrant que peu ou pas de kystes mûrs, on trouve de nombreux stades de début.

Le parasite est nettement localisé dans le tissu de revêtement de la cavité générale, dans toute sa portion pariétale et peut-être dans les cellules du mésenchyme, qui viennent alors s'accoler à la paroi. On n'en trouve pas dans les dissépiments.

Il envahit tout le péritoine pariétal, surtout dans la région abdominale et presque toutes les cellules renferment un petit parasite (fig. 32) ; la présence de celui-ci paraît avoir pour conséquence constante une hypertrophie du noyau de la cellule-hôte (fig. 33). Sous cette influence, le péritoine prend une très grande épaisseur et obstrue une partie notable de la cavité générale, dans laquelle il fait une saillie compacte.

Les stades que l'on trouve dans ces cellules sont très variés et d'une interprétation difficile. Nous avons dû nous borner à quelques figures. Le parasite se distingue nettement sur les préparations colorées à l'hématoxyline ferrique par une teinte plus intense. Les stades les plus jeunes paraissent être pourvus d'un seul noyau. Nous en trouvons beaucoup d'autres à 2 noyaux (fig. 33), d'autres à 4 et davantage (fig. 34, 35). Certains aspects tels que fig. 34 semblent indiquer une division multiple du noyau en un certain nombre d'éléments-fils. Le parasitisme intracellulaire de ces stades jeunes se retrouve facilement sur des frottis (fig. 32) ainsi que les stades à 8, 16 noyaux et davantage (fig. 38-40). Dans une série de ces stades, le protoplasme est relativement peu colorable et les noyaux montrent un réseau chromatique très délicat avec un nucléole punctiforme.

Une autre série de stades plus ou moins avancés se distingue par

un protoplasme généralement très chromophile (fig. 41) et des noyaux à membrane nette, avec une chromatine compacte accumulée vers le centre. Ces stades correspondent sans doute à une phase voisine de la division des noyaux. Après une période de multiplication nucléaire active, les divers éléments s'isolent à l'intérieur de l'enveloppe commune et forment des sporoblastes dans lesquels le noyau se divise d'abord en 2 (fig. 42), puis en 4 (fig. 43).

Les divisions se font avec un synchronisme très précis de toute la masse. Finalement, les quatre éléments provenant d'un sporoblaste s'isolent et chacun s'entoure progressivement des enveloppes que nous avons décrites, pour former une spore.

Les stades avancés et les kystes sont extracellulaires.

Etant donnée l'abondance de stades jeunes, il n'est pas étonnant de constater, chez les Salmacines où le parasite est arrivé à la phase de sporulation, le très grand nombre de kystes. Ils remplissent une très grande partie de la cavité générale et sont séparés les uns des autres par un réseau de tissu de l'hôte où l'on distingue encore nettement les noyaux hypertrophiés. Dans ce réseau, on rencontre d'ailleurs encore un certain nombre de stades jeunes.

Nous n'avons rien pu constater sur le mode d'infection.

Il y a évidemment une pullulation endogène du parasite à l'intérieur de l'hôte, produisant les divers stades intracellulaires qui, chez certains individus, se présentent dans presque toutes les cellules du péritoine. Mais nous n'avons pas pu, ici non plus, nettement séparer la phase schizogonique de la phase sporogonique.

4. *Haplosporidium potamillæ* C. et M.

(Pl. XI, fig. 44-45)

Caullery et Mesnil. **1905** *a*.

Cette espèce a été observée par nous dans la cavité générale de quelques *Potamilla torelli* des mares à *Lithothamnion* de l'anse Saint-Martin. Elle s'y rencontre souvent en compagnie d'une levure

parasite, voisine des *Monospora* des Daphnies, que nous avons signalée antérieurement et dont nous poursuivons l'étude. Il y a même lieu de remarquer que la levure est presque toujours accumulée autour des kystes de l'Haplosporidie.

Les kystes sont volumineux, atteignent 1 mm. de diamètre et renferment un grand nombre de spores, mesurant comme dans les deux espèces précédentes, 12 μ suivant le grand axe sur 6 μ à 8 μ suivant le petit. La structure de ces spores (fig. 44 et 5, fig. 1 du texte, p. 125) est conforme à ce que l'on observe dans les autres espèces. On distingue deux enveloppes dont l'interne, plus épaisse, forme clapet relativement bombé, à l'un des pôles. L'externe, sur les frottis fixés et colorés, a un aspect fort variable. Elle se présente souvent plissée. D'autre part, un certain nombre de spores nous ont montré, sur les frottis, partant du pôle non aplati, un long filament ou deux filaments qui pourraient faire croire à l'existence d'une ou deux capsules polaires d'où ils se seraient dévaginés. Mais malgré nos recherches attentives, nous n'avons pas trouvé trace de celles-ci et nous avons pu nous convaincre que les filaments représentent seulement une modification de la paroi externe de la spore qui, comme chez les autres espèces, est attachée à la paroi interne, précisément au pôle non aplati de la spore.

Quant aux états végétatifs, nous n'en avons rencontré que quelques stades jeunes représentés figure 45 et constitués par une masse de protoplasme d'environ 10-25 μ de longueur renfermant un certain nombre de noyaux. Nous comptons compléter prochainement, par l'étude de nouveaux matériaux, l'histoire de cette Haplosporidie, ainsi que celle de ses rapports avec la Levure et l'Annélide.

5. *Haplosporidium vejdovskii* C. et M.

(Pl. XII, fig. 46-56)

Caullery et Mesnil. 1905 *a*.

Notre collègue, M. le professeur F. Vejdovsky, de Prague, a eu l'amabilité de nous communiquer, pour l'étudier, une série de coupes

d'un *Mesenchytræus flavus*, Oligochète d'eau douce des montagnes de Bohême, parasité par un Sporozoaire que nous avons reconnu appartenir au genre *Haplosporidium*. C'est la première espèce de ce genre qui se rencontre ailleurs que dans des Annélides marines.

Kystes mûrs et spores. — Les kystes renferment un nombre de spores moins considérable que dans les autres espèces et que l'on peut évaluer à une trentaine environ. Elles sont ovoïdes, légèrement aplaties à l'un des pôles et mesurent de 10 à 12 μ suivant le grand axe (fig. 46 et 3, fig. I du texte, p. 125). L'enveloppe est mince et paraît composée de deux lames distinctes. La spore elle-même, sur les matériaux conservés, ne remplit pas tout le contenu de l'enveloppe et présente un noyau unique se colorant très facilement. Les kystes sont logés à la face basale de l'épithélium intestinal, dans lequel ils sont encastrés. Dans le cas où l'orientation des coupes est bien probante (fig. 47), ils touchent par leur face externe au manchon sanguin qui enveloppe l'intestin (au moins dans la région parasitée). La figure 46 représente une des spores à un grossissement double ; on voit que le noyau y est assez uniformément granuleux et entouré d'une légère zone claire. Dans quelques spores, nous avons vu, au voisinage de l'un des pôles, une masse sphérique assez bien individualisée par sa coloration (v. *infra*).

Développement. — Le stade initial, qui d'ailleurs abonde dans la préparation, est une masse de protoplasme toujours binucléée et très colorable (fig. 48). Les deux noyaux ont une membrane assez épaisse et un gros nucléole, ils sont parfois accolés ; lors de la karyokinèse, la substance chromatique s'accumule le long de deux méridiens du noyau qui s'allonge (fig. 48 *b*) et le nucléole se place dans un de ces méridiens. Il persiste longtemps pendant la division (fig. 48 *d*). Ces stades 2 sont presque toujours libres dans le sinus sanguin périintestinal.

La division des deux noyaux donne un stade 4 où les noyaux sont nettement groupés par deux, et ont même aspect, le protoplasme restant aussi très chromophile. Ces stades 4 sont, soit arrondis

(fig. 50 *a*), soit allongés (fig. 50 *b*). On passe de là à des stades 8 (fig. 51, six noyaux seulement dans la coupe), etc... Les stades plus avancés sont intra-épithéliaux ou tout au moins dépriment l'épithélium à sa face externe en restant au contact du vaisseau sanguin. Les noyaux se multiplient jusqu'à atteindre environ le nombre de 30. Ces noyaux deviennent plus petits (fig. 53) en gardant la même répartition de la chromatine. La figure 54 montre l'aspect des karyokinèses de ces stades.

A côté de cette série de formes, on en trouve une autre, représentée aux stades 2, 4, 8 (fig. 49 et 52) et dont les noyaux ont un aspect tout différent. Le nucléole seul est bien visible, présente une périphérie très chromatique, avec une vacuole claire au centre ; la membrane nucléaire est fine et peu chromophile, à peine visible. Le noyau ne tranche pour ainsi dire pas sur le protoplasme : fréquemment il est granuleux comme dans la figure 52. Nous pensons que cette série de formes n'est pas distincte de la précédente, mais correspond seulement à une phase différente de la vie des noyaux.

Dans certains cas, on trouve d'ailleurs (fig. 49 *b*) des noyaux d'aspect intermédiaire : la membrane nucléaire chromatique compacte est remplacée par une zone épaisse, granuleuse. Il suffit alors d'imaginer que cette zone granuleuse s'étend à tout le volume du noyau pour aboutir à notre seconde série de formes.

Quand les noyaux ont atteint un nombre élevé, le protoplasme, qui jusque-là formait un plasmode, s'individualise autour de chacun d'eux (fig. 53). Chacune de ces masses formera alors une spore. On peut trouver sur les coupes les différentes étapes de la transformation et on voit dans le noyau la chromatine, d'abord accumulée à la périphérie, se répandre dans toute la masse (fig. 56).

Il y a lieu enfin de signaler des stades (fig. 55) où le kyste renferme un certain nombre de masses, d'aspect semblable à celles qui donneront les spores (fig. 53), mais binucléées et nettement distinctes les unes des autres.

Telle est la série des aspects que montre la préparation que nous

avons pu étudier. Comment les grouper? Il y a ici évidemment une multiplication endogène ou schizogonique, puis à partir d'un certain moment se produit la sporogonie. Le point de départ de celle-ci est évidemment le stade à deux noyaux (fig. 48). Ces stades se multiplient-ils par simple division, quand ils ont atteint le stade 4, comme semblerait l'indiquer parfois une forme allongée (fig. 50 *b*), légèrement étranglée et le groupement par couples de leurs noyaux? Nous ne pouvons rien affirmer à ce sujet. Les kystes renfermant un certain nombre de masses binucléées que nous avons décrits en dernier lieu (fig. 55), nous paraissent s'interpréter le plus aisément par comparaison avec les autres *Haplosporidium* : ce seraient des stades de division de sporoblastes, précédant immédiatement la formation des spores. A moins pourtant que ce soit la fin du développement schizogonique et que ces masses binucléées en se dispersant, constituent le stade d'où nous sommes partis. Nous avons vu, en un point, un certain nombre de ces stades initiaux indiscutablement groupés comme s'ils venaient de se séparer d'une masse commune. Malgré cette apparence, nous tenons cette seconde interprétation comme peu vraisemblable. Enfin il faut encore mentionner une troisième interprétation possible de ces aspects, c'est qu'ils seraient l'expression d'une conjugaison de deux éléments uninucléés.

Dans la lumière de l'intestin, on observait un certain nombre de spores libres. Nous ne pouvons dire si elles y étaient tombées normalement, car elles étaient accompagnées de stades plus ou moins avancés du développement dont la présence dans la lumière intestinale était accidentelle [1].

La forme des spores et leur structure rapprochent nettement le parasite de *Mesenchytræus* des *Haplosporidium* précédemment

[1] L'épithélium intestinal de *Mesenchytræus* était littéralement bourré, dans toutes ses cellules, sur des régions étendues, de productions que nous regardons comme un autre parasite, probablement une Microsporidie, mais extrêmement petite et colorée d'une façon très indistincte. Elle se présentait comme une foule de petits grains assez serrés. Dans quelques cellules, ces grains étaient moins nombreux et un peu plus gros. Nous ne pouvons nous prononcer formellement sur la nature de ces productions.

décrits et en particulier d'*H. scolopli* et *marchouxi*. Nous l'avons donc rangé dans ce genre et avons dédié l'espèce à M. le Professeur Vejdovsky, à qui nous en devons la communication.

Genre *Urosporidium* C. et M. 1905

6. *Urosporidium fuliginosum* C. et M.

(Pl. XII, fig. 57-75)

Caullery et Mesnil. **1905** *a*.

Nous avons constaté ce parasite chez deux *Syllis gracilis* recueillies dans les mares à *Lithothamnion* de l'anse Saint-Martin. Il est rare, car sur de nombreuses *Syllis* qui nous sont passées sous les yeux, deux seulement étaient infectées.

U. fuliginosum se présente à l'état de très nombreux kystes sphériques ou ovoïdes, situés dans la *cavité générale* de l'Annélide. Dans les deux cas, ces kystes étaient localisés dans un petit nombre de segments contigus ; une des deux *Syllis* avait deux régions distinctes du corps parasitées. Ces régions sont très facilement reconnaissables à l'œil nu, à cause de la teinte brun foncé qu'offrent les spores, quand elles sont mûres, et dont nous avons tiré le nom spécifique ; les cinq ou six segments où sont accumulés les kystes ont une teinte foncée, presque noire.

Kystes mûrs et spores. — Ces kystes (fig. 57) mesurent environ 60 μ suivant leur grand axe ; ils ont une enveloppe mince. Les spores qu'ils contiennent sont très caractéristiques. La spore proprement dite (fig. 58 et 6, fig. 1 du texte, p. 125) est sphérique ou légèrement ellipsoïdale et mesure environ 5μ de diamètre. Elle a une enveloppe épaisse et brune et présente auprès de l'un des pôles un orifice sensiblement circulaire, très net. Elle est entourée d'une seconde enveloppe qui se prolonge au-dessous d'elle en une lame effilée, assez rigide, longue de 15 μ environ, en forme de queue et qui offre sur l'une des faces une crête très marquée, se prolongeant jusqu'au delà

du pôle supérieur. Dans la spore, on distingue très nettement un noyau à chromatine assez massive.

Dans le kyste, toutes les spores, qui sont très nombreuses, sont disposées radiairement, les queues convergeant vers le centre (fig. 57).

Développement. — Tous les stades que nous avons observés étaient situés dans la cavité générale de l'hôte. Le stade le plus jeune est une lame de protoplasme, plus ou moins allongée, renfermant deux noyaux (fig. 59). Puis on rencontre des stades plus avancés avec quatre (fig. 60), huit (fig. 61), seize (fig. 62) noyaux, etc. Ce sont des plasmodes. On ne peut distinguer aucune trace de division en cellules. Les noyaux relativement gros (2 μ – 2 μ 5) ont un nucléole punctiforme et un réticulum chromatique délicat. Ces stades paraissent avoir la forme de lames plus ou moins allongées plutôt que de sphères (fig. 63). Les stades avancés au contraire sont plus sphériques, les noyaux s'y sont multipliés, y sont relativement plus petits (fig. 73). Bientôt le protoplasme, jusque-là massif, montre des vides (fig. 74) et tend à se disposer en cordons renfermant les noyaux. C'est le prélude de l'isolement de corps mononucléés ou sporoblastes qui grossiront ensuite et deviendront chacun une spore en s'entourant d'une membrane. La figure 75 montre cet état de sporoblastes dissociés, ayant chacun un noyau bien net.

La multiplication des noyaux se fait par des karyokinèses dont il est aisé de trouver les diverses phases. La figure 71 montre par exemple un stade de plaque équatoriale. On remarquera le synchonisme de tous les noyaux composant la masse du parasite. Il y a évidemment un nombre assez élevé de chromosomes. La figure 72 montre la fin d'une karyokinèse ; dans l'un des éléments, les deux cellules filles ne se sont pas encore séparées ; dans les autres, la séparation vient de s'accomplir. On remarquera que, dans tout le processus karyokinétique, la membrane nucléaire persiste.

A côté des éléments décrits ci-dessus, on en rencontre une série d'autres, qui se distinguent principalement par la petitesse des noyaux et la qualité plus homogène du protoplasme. D'abord un stade initial

très fréquent, tantôt sphérique, tantôt allongé en fuseau, mesurant 4 à 5 μ et renfermant *deux* noyaux de 1 μ de diamètre avec nucléole très net (fig. 64). Nous avons observé (fig. 65 à 68) une série de stades à quatre, huit, seize noyaux et davantage, dont les éléments nucléaires avaient les mêmes dimensions approximativement.

Dans un très grand nombre de cas, nous avons vu les stades à deux petits noyaux en relation intime avec les lames plurinucléées que nous avons décrites ci-dessus. Ces stades sont fréquemment enfoncés dans les cavités creusées dans ces lames. Les figures 69 et 70 montrent avec beaucoup d'exactitude les connexions des uns et des autres. Ils amènent à songer à une genèse des petits corps binucléés, aux dépens des lames à noyaux plus gros. Mais, comme nous n'avons pas vu se former les éléments binucléés, leur origine reste incertaine. De plus, nous les avons vus aussi souvent (et le phénomène est très visible à l'état frais) accolés aux kystes remplis de spores mûres ou au moins déjà différenciées; et dans ce cas, il n'y a évidemment que des rapports de contiguïté. A cela, se bornent les faits observés.

Les rôles respectifs des stades à petits et à gros noyaux restent incertains. Y a-t-il là l'indice de deux processus, l'un schizogonique, l'autre sporogonique ? Nous ne le savons pas.

Nous ne savons rien du début de l'infection. Il y a lieu de noter seulement qu'ici le parasite reste cantonné dans un petit nombre de segments contigus où il pullule, ce qui est très différent de ce qu'offrent les autres espèces[1].

[1] Durant l'été de 1905, nous avons eu l'occasion de trouver des *Urosporidium* chez deux autres Syllidiens des mares à *Lithothamnion* de l'anse St.-Martin. Tous les deux appartenaient à la tribu des Exogonés.

Le premier était un *Sphærosyllis* (probablement *S. erinaceus*).

Les *Urosporidium* existent probablement dans tout le corps de l'Annelide (qui a de 4 à 5 mm. de long) ; ils sont surtout très nombreux à l'extrémité postérieure. On en voit aussi à l'extrémité antérieure. La plupart des amas (kystes) sont composés de spores mûres ; la teinte générale est brun foncé, nettement moins noir que chez le parasite de *Syllis gracilis ;* les amas sont généralement un peu allongés (60 μ sur 45 μ ; il y en a aussi des sphériques de 65 μ de diamètre) et formés de nombreuses spores avec le prolongement postérieur caractéristique du genre *Urosporidium ;* les dimensions sont à peu près les mêmes que pour l'*Urosp.* de *S. gracilis :* 5 μ 5 pour l'endospore, 15 à 20 μ pour le prolongement postérieur.

Observations générales sur les genres Haplosporidium et Urosporidium.

Il est inutile d'insister longuement sur la parenté étroite des six espèces précédentes. Elle résulte de la description.

Cet ensemble sera bien caractérisé surtout par ses kystes et ses spores ; le kyste a une membrane mince et sans structure particu-

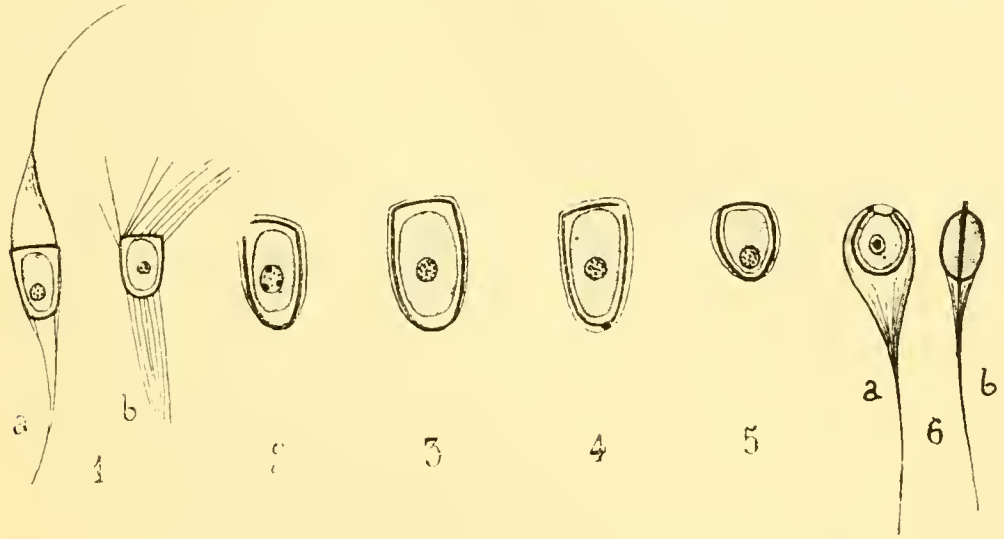


Fig. I. — Spores des Haplosporidiidæ (× 1000, sauf 5 qui, par erreur, n'a été représentée grossie que 600 fois.
1, *Haplosporidium heterocirri : a* (au sortir du sporange) et *b* (après séjour dans l'eau de mer) ; 2, *H. scolopli ;* 3, *H. vejdovskii* ; 4, *H. marchouxi* ; 5, *H. potamillæ ;* 6, *a* et *b, Urosporidium fuliginosum.*

lière, il se différencie entièrement en spores sans reliquat protoplasmique.

Les spores (voir fig. I du texte) ont une enveloppe double. L'enveloppe interne est résistante, relativement épaisse, lisse, piriforme ou

Le second Exogone parasité appartenait au genre *Exogone ;* c'était un *Exogone gemmifera.* Il était bourré d'un bout à l'autre du corps d'*Urosporidium* qui donnaient à l'animal une teinte brun orange. Ici encore on n'a pas la couleur noire de l'espèce de *Syllis gracilis.* L'*Exogone* parasitée a été étudiée seulement sur coupes. Les amas de spores sont plus petits que chez les 2 autres espèces d'Annélides (de 20 à 30 μ de diamètre) et renferment beaucoup moins de spores ; quant à celles-ci, elles paraissent avoir à peu près les mêmes dimensions : 5 μ de diamètre pour l'endospore.

N'ayant pu étudier complètement les *Urosporidium* de ces deux Exogonés, malgré ces quelques différences, nous ne voulons pas en faire, au moins provisoirement, des espèces nouvelles et les joignons à *U. fuliginosum* ; l'habitat des Annélides infectées est le même que celui de *Syllis gracilis.*

sphérique. Dans le premier cas, l'un des pôles est nettement aplati et peut s'ouvrir à la façon d'un clapet. C'est ce que nous avons constaté sur nos préparations après action des réactifs et même *in vivo*, après simple dilacération dans l'eau de mer. Toutefois, nous ne nous prononçons pas d'une manière formelle sur le déterminisme de l'ouverture des spores. Elle pourrait en effet être due au contact du suc intestinal de l'hôte dans la dilacération, plutôt qu'à l'eau de mer elle-même. Dans le parasite de *Syllis*, pour lequel nous avons fait un genre particulier, l'enveloppe interne est sphérique et présente un orifice permanent arrondi au lieu de clapet.

La membrane externe des spores est beaucoup plus mince et, chez plusieurs espèces, elle se résout en filaments dont la disposition est caractéristique. C'est elle qui constitue le prolongement caudal de la spore d'*Urosporidium fuliginosum* (chez cette espèce, la membrane externe est particulièrement raide). Elle constitue un chevelu très caractéristique à celle de *Haplosploridium heterocirri*. Nous lui avons attribué l'apparence de filament polaire que nous avons vue chez *H. scolopli* et *H. potamillæ*.

Le contenu de la spore, dans toutes les espèces précédentes, est très uniforme. C'est une masse uninucléée dont le noyau est gros, facile à colorer, présentant un réticulum chromatique net. Dans le protoplasme, lors de la différenciation de la spore, on observe parfois, surtout chez *H. heterocirri* et parfois aussi chez *H. scolopli*, une masse sphérique légèrement différenciée. Nous ne l'avons pas retrouvée sur les spores mûres.

La structure de ces spores est à la fois très simple et très caractéristique. Elle sépare nettement les espèces précédentes des autres groupes de Sporozoaires, Grégarines, Coccidies et les groupes qui s'y rattachent et aussi des Myxosporidies et Microsporidies.

Pour ces dernières, en effet, la spore est plurinucléée et présente une ou plusieurs capsules polaires avec filament spiral. Les capsules polaires sont des formations cellulaires à chacune desquelles se rattache au moins un noyau. Chez les Microsporidies, Stempell (1902

et 1903) à qui nous devons l'étude la plus récente et la plus soignée admet la présence de 4 noyaux par spore (2 pour la capsule polaire, 2 pour le germe amiboïde). L'aspect de la spore est, sur le vivant comme après coloration, tout différent de ce que montrent les *Haplosporidiidæ*. Même dans les colorations imparfaites où l'on ne peut distinguer les 4 noyaux admis par Stempell, on voit une région colorée confuse, vers l'équateur de la spore, dont les deux pôles restent clairs ; ici au contraire le noyau unique et volumineux s'individualise toujours avec facilité.

Avec les Sarcosporidies, les différences sont également nettes ; là la spore est toujours arquée et si elle est uninucléée, son noyau a un aspect assez différent et elle présente une capsule polaire. Ce serait cependant peut-être de ce côté qu'il faudrait chercher des affinités. Nous les discuterons à la fin du mémoire pour l'ensemble du groupe.

Les espèces précédentes forment donc un groupe à la fois naturel et bien caractérisé et leur cycle évolutif doit se ressembler beaucoup. Il s'en faut malheureusement que nous puissions le reconstituer d'une façon précise. Nous ne nous dissimulons pas les lacunes encore importantes que laissent nos observations à cet égard. Pour les combler, il faudrait rencontrer une espèce abondante où les phases soient nettement séparées et qui fût autant que possible seule à occuper son hôte. Nous espérons encore pouvoir faire quelques progrès dans ce sens par une étude de *H. marchouxi* sur de nouveaux matériaux.

La voie d'infection la plus vraisemblable est l'intestin, mais nous n'avons aucun document positif et faut-il exclure la voie cutanée? L'histoire des Nématodes, telle qu'elle résulte des travaux de ces dernières années, est de nature à faire hésiter, d'autant que les spores d'*Haplosporidium* paraissent s'ouvrir facilement dans l'eau de mer. Nous n'avons eu que des contaminations déjà anciennes.

Le siège définitif du parasite varie beaucoup avec les espèces.

H. heterocirri se maintient dans l'épithélium intestinal à la face basale ; nous y avons trouvé en abondance et figuré (fig. 2) des stades jeunes bicellulaires et peut-être monocellulaires ; tous les

stades de la sporulation jusqu'aux kystes mûrs sont encore dans l'épithélium intestinal, au contact du sinus vasculaire qui l'enveloppe.

Chez *H. rejdovskii*, les rapports du parasite et de l'hôte sont assez analogues ; toutefois les stades les plus jeunes (bicellulaires) sont nettement dans le sinus sanguin et les stades plus avancés seuls sont dans l'épithélium intestinal. Il semble donc bien ici que la propagation du parasite se fait par l'appareil vasculaire ; mais le parasite, d'après les observations que nous avons pu faire, ne se répand pas dans d'autres organes que le tube digestif.

Pour *H. scolopli*, nous avons désigné, dans notre note préliminaire, la cavité générale comme le siège du parasite, d'après nos premières observations qui portaient sur des *Scoloplos* où l'infection était ancienne et les spores formées. Un individu plus récemment infesté, ne renfermant pas encore de kystes mûrs, mais en abondance des formes jeunes d'*Haplosporidium*, — le seul qui ait été étudié sur des coupes sériées, — montre tous les parasites dans le système vasculaire. Nous n'avons pas eu depuis d'autres matériaux pour vérifier nos premières observations. Il semble, en l'état actuel, que le siège de la multiplication du parasite soit le système vasculaire et sa localisation définitive, le cœlome. Nous signalons cette incertitude pour de futures observations.

Le parasite de *Syllis gracilis* est indiscutablement dans la cavité générale et, ici non plus, nous n'avons pas trouvé sa trace dans l'épithélium de l'intestin. Il offre la particularité caractéristique d'être limité à un petit nombre de segments contigus, où on le trouve à tous les états et en abondance. Il semble en résulter qu'il lui est difficile, une fois qu'il est dans le cœlome, de franchir les dissépiments.

H. potamillæ, sur lequel nous avons le moins de renseignements, forme ses kystes dans la cavité générale.

Enfin, *H. marchouxi* est nettement aussi dans le cœlome et, avec plus de précision, les stades jeunes sont dans les cellules de revêtement du cœlome. Nous n'avons pas non plus trouvé trace du passage du parasite par la paroi intestinale.

Une autre question, qui reste très obscure, est celle du cycle évolutif lui-même de ces divers parasites. Il n'est pas douteux qu'il faille y distinguer une phase dans laquelle, l'hôte une fois infesté, le parasite se multiplie à son intérieur (phase de multiplication endogène ou schizogonie) et une phase où se préparent les spores (sporogonie) qui ne germeront que dans un nouvel hôte, et constituent l'appareil de dissémination exogène, comme on disait il y a quelques années.

Nous n'avons pas, dans les descriptions précédentes, fait la part de l'une et de l'autre. Dans presque toutes les espèces, un stade que l'on retrouve en abondance est celui où il n'y a encore que deux noyaux; l'état uninucléé est au contraire très rare et chez plusieurs espèces, nous ne l'avons pas vu du tout. Nous n'avons pas trouvé le lieu de formation de ces stades binucléés. Il est des cas, comme chez *H. heterocirri* et *H. vejdovskii*, où on serait tenté de le chercher dans des états tels que la figure 10, mais d'autre part il semble plus naturel de comparer ceux-ci à ceux analogues de *H. marchouxi*, *H. scolopli*, etc,, où ils sont nettement le prélude de la formation des spores, le résultat de l'avant-dernière division qui la précède.

Nous avons signalé dans les descriptions des différences d'aspect dans les stades, notamment des différences dans la taille des noyaux qui correspondent peut-être aux deux phases schizogonique et sporogonique. Mais nous n'avons rien trouvé de décisif.

D'autre part, un certain nombre d'aspects nous font penser que la multiplication endogène doit s'effectuer, au moins partiellement, par la division des plasmodes en fragments plurinucléés (plasmotomie).

Nous n'avons pas vu non plus de phénomènes de conjugaison. Toutefois il convient de faire une réserve à cet égard. Dans presque toutes les espèces, nous avons en effet trouvé des stades avancés où le contenu des kystes se composait de masses binucléées (cf. *H. heterocirri*, fig. 10; *H. scolopli*, fig. 27; *H. marchouxi*, fig. 42; *H. vejdovskii*, fig. 55) et parmi les interprétations possibles de ces aspects, se trouve, comme nous l'avons dit, celle de deux éléments uninucléés venant de se confondre en une copula. Si cette façon de voir était

exacte, nous serions en présence d'un processus de sexualité précédant la sporulation et les travaux récents sur les Protozoaires montrent combien c'est là chose fréquente. Nous mêmes en avons trouvé un exemple très net chez les Actinomyxidies (1905 *c*). Nous mentionnons donc cette possibilité, mais sans nous y attacher davantage, parce que : 1° nous n'avons pas constaté la fusion des deux noyaux ; 2° chez *H. scolopli* (fig. 28) et *H. marchouxi* (fig. 43), nous avons trouvé des stades, où les diverses masses protoplasmiques renferment quatre noyaux, ce qui se concilie mal avec l'hypothèse d'une conjugaison ; 3° enfin chez *Urosporidium fuliginosum*, ce stade ne paraît pas représenté et s'il est l'expression d'une conjugaison, on ne s'explique guère son absence chez une espèce. Il est très vraisemblable cependant que des phénomènes de sexualité existent à une certaine phase du cycle évolutif des *Haplosporidium*, mais ils restent à découvrir.

Enfin, comment se fait l'évacuation des spores ? Dans les coupes de *H. rejdorskii*, un certain nombre de spores se trouvaient dans la lumière de l'intestin, mais la présence de quelques éléments cellulaires de cette paroi peut faire craindre qu'il ne s'agisse pas là d'un phénomène normal. Dans toutes les autres espèces, les spores ne paraissent devoir être mises en liberté que par la mort de l'hôte.

IV. — FAMILLE DES BERTRAMIIDÆ

(Genres *Bertramia* et *Ichthyosporidium*)

Des 4 espèces que nous groupons, au moins d'une façon provisoire, les deux premières sont connues à la fois à l'état végétatif et à l'état de spores, les deux dernières ne sont guère connues qu'à l'état végétatif. Celui-ci offre dans les unes et les autres de grandes ressemblances, ainsi qu'avec les *Haplosporidium* d'une part, et les *Cœlosporidium* et *Polycaryum* d'autre part. Il ne faut pas oublier toutefois que la connaissance des spores peut amener à modifier ce grou-

pement, en faisant sortir les *Ichthyosporidium* de la famille des *Bertramiidæ*.

Genre *Bertramia* C. et M. 1897

7. *Bertramia capitellæ* C. et M.

(Pl. XII, fig. 87-99.)

Caullery et Mesnil, 1897.

Il nous suffit de reproduire à peu près textuellement ici la description que nous avons donnée de ce parasite en 1897. Nous ne l'avons observé dans les *Capitella capitata* que dans l'anse Saint-Martin et il existe chez une assez forte proportion d'individus; il est situé dans a cavité générale et peut exister aussi bien dans la région thoracique que dans la région abdominale. Il est parfois tellement abondant que si l'on pique l'Annélide, il s'en échappe un petit nuage blanchâtre que l'on pourrait prendre pour des produits génitaux mâles immatures. *In vivo*, on constate à un assez fort grossissement de petites plaques atteignant 20 à 30 μ de long, fortement granuleuses, où les noyaux apparaissent faiblement en clair. Il n'y a pas de membrane périphérique bien individualisée ni de séparations de cellules. Sur les préparations fixées et colorées (surtout à la safranine après fixation au liquide de Flemming, ou à l'hématoxyline ferrique), on observe les détails suivants :

Une première catégorie d'éléments se distingue par des noyaux sphériques de 2,5-3 μ de diamètre avec un réseau chromatique très ténu et un karyosome périphérique constant. On observe de semblables éléments à 2 noyaux (fig. 87), d'autres à 4, à 8 et à un plus grand nombre (fig. 88-90). Certains de ces derniers, étranglés par le milieu, permettent d'admettre une scissiparité (plasmotomie). La multiplication des noyaux semble bien se faire par karyokinèse (v. fig. 91). — A noter, parmi les éléments binucléés, que parfois les 2 noyaux sont en contact très intime (fig. 87 *a*, *c*) ; peut-être y a-t-il là des phénomènes d'autogamie.

A côté des éléments précédents, on en trouve une seconde catégorie très analogue, mais en différant par la taille notablement plus petite des noyaux, qui ont d'ailleurs une structure analogue (fig. 92-94) : les uns n'offrent qu'un petit nombre de noyaux (fig. 92), les autres un nombre beaucoup plus considérable. Il est à remarquer que la proportion de ces deux catégories d'éléments varie beaucoup suivant les Capitelles que l'on étudie.

Enfin, et seulement dans certaines Capitelles, la cavité générale contenait en assez grande abondance de petits éléments (fig. 98) sensiblement sphériques, uninucléés, mesurant 2 μ, 5 à 3 μ de diamètre ; le noyau montre un réseau chromatique qui parfois semble se condenser en 4 corpuscules (chromosomes). Ces corps uninucléés sont immobiles. Nous les regardons comme des spores. Il y a lieu cependant de remarquer qu'elles sont nues.

Quant à leur mode de formation, elles résultent de la fragmentation des stades plurinucléés, dans lesquels on voit le protoplasma se condenser autour de chaque noyau (fig. 95-97). Ces spores sont assez fréquemment englobées par les phagocytes de l'annélide, comme le montre la figure 99, par exemple. Nous avons vu parfois de gros amas de spores renfermés ainsi dans un phagocyte. Néanmoins nous croyons devoir considérer comme des stades de sporulation, ainsi que nous l'avons fait en 1897, des états tels que les figures 95-97. Autour de chaque noyau des états végétatifs, le protoplasme se condense pour former une spore. Il n'y a rien d'incompatible en cela, avec le fait qu'à ce moment ces groupes de spores ou plus tard des spores isolées soient phagocytées.

8. *Bertramia asperospora* (Fritsch).

(Pl. XII, fig. 100-105).

Glugea asperospora Fritsch, 1895.

Bertramia sp., Caullery et Mesnil, 1897.

Ascosporidium blochmanni Zacharias, 1898.

Synonymie. — Nous groupons ici sous ce nom des parasites observés

par divers auteurs chez les Rotifères. Peut-être y a-t-il là plusieurs espèces très voisines les unes des autres, mais en l'état actuel nous ne pouvons distinguer.

Les parasites des Rotifères ont été déjà vus par un grand nombre de zoologistes, dans des localités très différentes et dans des hôtes très variés. Minchin dit les avoir vus et étudiés aux environs d'Heidelberg en 1888, mais il n'a publié ses observations qu'en **1903** dans le *Treatise on Zoology* de Ray Lankester. Ils furent retrouvés dans le nord de l'Allemagne, près de Rostock, par Blochmann et étudiés par son élève Bertram (**1892**), qui a donné de leur structure et de leur développement une description étendue, en les désignant comme *parasitische Schlaüche in der Leibeshöhle der Rotatorien*. Zacharias (**1893**) les observe à Plön et les figure dans les *Synchæta*; Bilfinger (**1894**) les signale dans le Wurtemberg. C'est très probablement les mêmes formes que Fritsch trouve en Bohême et considère comme des Microsporidies du genre *Glugea*: il les appelle *Glugea asperospora*. En **1897**, décrivant le parasite des Capitelles, nous constatons sa ressemblance avec l'organisme décrit par Bertram et proposons de réunir les deux dans le genre *Bertramia*. Zacharias (**1898**) propose de leur donner le nom de *Ascosporidium blochmanni*. Depuis, ils ont encore été signalés par Przesmicki (**1901**, p. 367) en Bavière, par Rousselet (**1902**) en Angleterre, par L. Cohn (**1902**) aux environs de Königsberg (lacs Masuri) et par Voigt (*fide* Zacharias) et réétudiés par Zacharias (**1903**).

Il résulte de cette énumération que les noms générique et spécifique qui ont la priorité sont *Bertramia asperospora*.

Syn. { *Glugea asperospora* Fritsch.
Ascosporidium blochmanni Zacharias.
Plistophora asperospora (Fritsch) Labbé.

D'après le relevé qu'en fait Zacharias et que nous avons revu avec soin, cet organisme aurait été signalé actuellement :

par Blochmann, chez *Brachionus amphiceros*, à Rostock.

par Bertram, chez *B. amphiceros*, *B. ooa* et *B. urceolaris*, à Rostock.

» Bilfinger, » *B. amphiceros*, en Wurtemberg.

» L. Cohn, » *Asplanchna* sp., *Conochilus volvox*, aux lacs Masuri.

» A. Fritsch, » *Brachionus pala*, *B. urceolaris*, lac Pocernitz.

» Minchin, » *Brachionus* sp., environs d'Heidelberg.

» Rousselet, » *Synchæta pectinata*, *S. tremula*.

» Przesmicki, » *Hydatina senta*, *Philodina* sp., *Rotifer vulgaris*, à Possenhofen, près du lac Starnberg (Bavière) et sur les rives de l'Isar.

» Voigt, » *Brachionus amphiceros*, *Polyarthra platyptera*, *Asplanchna priodonta*, *Synchæta pectinata*.

» Zacharias, » *Brachionus amphiceros*, *B. angularis*, *Asplanchna priodonta*, *Synchæta pectinata*, *S. tremula*.

Nous devons à l'obligeance de M. Zacharias du plankton renfermant des *Synchæta* parasitées que nous avons pu couper et sur lesquelles nous avons pu observer un certain nombre de stades. Nous renvoyons en même temps aux descriptions publiées antérieurement et particulièrement à Bertram (**1892**) et à Minchin (**1903**), dont nous reproduisons les figures.

Le parasite se présente dans les Rotifères sous forme de corps cylindriques plus ou moins arrondis aux extrémités, mesurant jusqu'à 90 μ de longueur sur 30 de largeur, enveloppés d'une membrane anhyste très mince. Sur les matériaux conservés, on distingue dans ces productions un nombre plus ou moins considérable de noyaux.

Nous avons représenté (fig. 101-105) des stades à deux, quatre noyaux, puis à un plus grand nombre. Sur les matériaux fixés dont nous disposions, le protoplasme paraissait présenter de grandes

vacuoles. Bertram mentionne cependant que le protoplasme est finement granuleux, Minchin signale quelques granules réfringents.

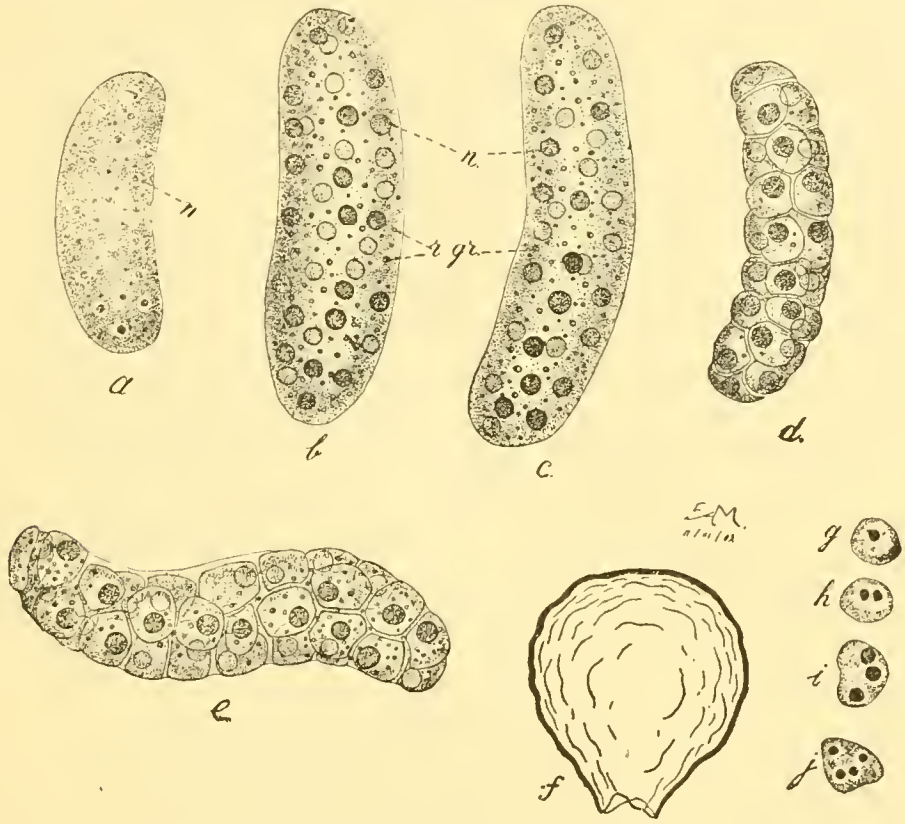


Fig. II. — *Bertramia asperospora* (Fritsch), de la cavité du corps de *Brachionus*. (× 1040 Diamètres). — *a*, stade jeune avec petits noyaux *n*. — *b* et *c*, stades adultes avec gros noyaux *n* et nombreux granules réfringents (*r. gr.*). — *d* et *e*, stades de morula, chaque élément est une spore. — *f*, kyste sphérique à paroi épaisse dont les spores sont sorties. — *g-j*, premiers stades du développement des spores.

D'après Minchin, *Sporozoa* in *Treatise on Zoology*, by E. Ray-Lankester (Londres, A. et Ch. Black). Cliché obligeamment prêté par l'auteur et les éditeurs :

Finalement, quand le nombre des noyaux est devenu considérable, le parasite se décompose en spores mononucléées, sphériques, (fig. 100), mesurant 3 μ de diamètre ; le noyau est bien visible et offre un karyosome central.

Le nombre de ces corps dans un même Rotifère peut être assez considérable. Zacharias, chez *Synchæta*, en a compté jusqu'à 36 dans un individu. Proviennent-ils d'une infection unique et d'une multiplication schizogonique consécutive, comme cela est vraisemblable, ou d'autant de germes qui ont pénétré dans l'animal, c'est ce

qui n'a pas été tranché, le début de l'infection n'ayant pas été vu.

Les spores n'ont pas d'enveloppe différenciée. Bertram a suivi l'infection des Rotifères, *in vivo*. Le cycle évolutif du parasite demanderait environ trois jours. L'infection de l'hôte se ferait par la voie digestive. Les spores sont dépourvues de mouvements propres, elles sont disséminées dans le milieu extérieur, passivement, après la mort de l'hôte[1].

Bertram a songé à des affinités de ce parasite avec les Chytridinées, mais n'a pu constater aucune zoospore. D'ailleurs, en l'état actuel de nos connaissances, l'existence d'un stade flagellé n'impliquerait pas qu'il faille séparer *Bertramia* des Sporozoaires.

Les ressemblances avec le parasite des Capitelles nous paraissent des plus étroites, tant pour les états végétatifs que pour les spores nues. La connaissance de *Bertramia asperospora*, dont le cycle a pu être suivi assez complètement *in vivo*, peut faire même préjuger que la *Bertramia* des Capitelles n'a pas d'autres formes reproductrices que celles que nous connaissons, c'est-à-dire des spores nues.

Minchin et Cohn ont adopté le rapprochement fait par nous des deux parasites dans le nom générique de *Bertramia*.

[1] Depuis que ce mémoire a été remis pour l'impression, nous avons eu quelques documents supplémentaires relativement aux *Bertramia* des Rotifères grâce à l'obligeance de MM. Chatton et de Beauchamp. Ce dernier a en effet retrouvé ces organismes en mai dernier chez des Rotifères vivant dans l'eau de tonneaux au Jardin des Plantes, notamment dans *Brachionus pala* et *B. amphiceros*. La fig. A ci-contre d'un parasite adulte a été faite d'après une préparation de M. de Beauchamp non colorée, conservée dans la glycérine. Elle montre que les spores sont serrées les unes contre les autres; elles sont même légèrement polyédriques par pression réciproque.

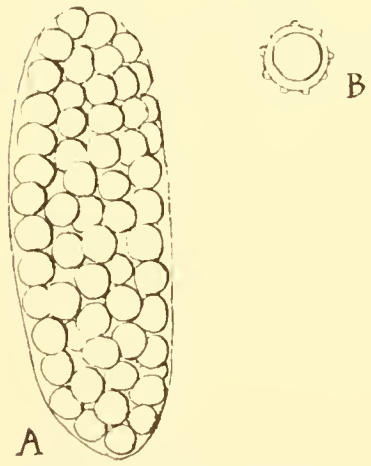


Fig. II *bis*. — A. Kyste mûr d'une *Bertramia* de *Brachionus pala*; B. Spore d'une *Bertramia* (?) d'*Asplanchna priodonta*.

Dans une *Asplanchna priodonta* Gosse provenant du Bois de Boulogne (mai 1905) M. de Beauchamp a constaté un parasite représenté par des spores qui n'étaient plus renfermées dans une enveloppe commune et dont la paroi présentait de petites aspérités obtuses. L'une d'elles a été figurée en B. Elles sont sphériques et à peu près de même dimension que celles de la *Bertramia* des *Brachionus*. Il s'agit très vraisemblablement encore (quoique les kystes totaux n'aient pas été observés, non plus que le développement)

Il y aurait lieu de réétudier comparativement en détail et avec précision les parasites de divers Rotifères afin de s'assurer si réellement ils ne forment qu'une seule espèce ou un groupe d'espèces voisines les unes des autres. Et il reste encore à trouver les états initiaux et la multiplication du parasite dans son hôte. Les observations de Bertram feraient croire à la possibilité de combler ces lacunes expérimentalement.

Genre *Ichthyosporidium* C. et M., 1905

9. *Ichthyosporidium gasterophilum* C. et M.

(Pl. XIII, fig. 106-116)

Caullery et Mesnil, 1905 *b*.

Nous avons décrit sous ce nom un parasite que nous avons rencontré dans les conduits des glandes de l'estomac et des cæcums pyloriques, chez les *Motella mustela* de Wimereux et de l'anse Saint-Martin et les *Liparis vulgaris* de Wimereux. Nous sommes reconnaissants à M. Giard d'avoir attiré notre attention sur lui.

A Wimereux, où nous l'avons surtout recherché, il est très fréquent chez les Poissons de la zone des *Fucus serratus* mais surtout dans les Motelles qui dépassent une certaine taille ; il est au contraire rare chez les jeunes. Quand il existe, il se présente avec une extrême abondance.

Il forme des masses de tailles et de formes très variées ; de petites sphères de 8 μ de diamètre jusqu'à 25 μ ; à côté de ces formes sphériques, il en existe d'allongées. Ces masses paraissent très déformables, et ont probablement des mouvements amiboïbes. Elles

d'une *Bertramia* et qui mériterait particulièrement le nom spécifique d'*asperospora*. Peut-être est-ce la forme vue et nommée ainsi par Fritsch. Il y aurait lieu d'ailleurs de soumettre à un examen comparatif minutieux les *Bertramia* observées dans les diverses espèces de Rotifères et de voir si elles ne constituent pas elles-mêmes plusieurs espèces autonomes comme semblent l'indiquer les documents ci-dessus. Dans le parasite d'*Asplanchna*, l'existence d'une paroi différenciée à la spore est un fait qui n'est pas négligeable.

se divisent par scissiparité (plasmotomie), comme en témoignent de multiples aspects tels que ceux des figures 106 *c* et *d*.

Si on les colore (nous avons surtout pratiqué des frottis fixés au liquide de Bouin et colorés par l'hématoxyline ferrique), on voit que ces différents corps sont plurinucléés. Les noyaux sur les stades de grande taille sont très nombreux et, chez les types sphériques, assez régulièrement disposés sur des parallèles de la sphère.

Chacun montre un karyosome massif arrondi et, autour, un espace clair limité par une membrane nette. Les jeunes stades ont un nombre de noyaux très variable. On trouve sans grande difficulté des stades à 2, 4, 8 noyaux (fig. 107-109) et davantage.

En cherchant avec attention, on découvre de ces masses où les noyaux sont en train de se diviser et nous en avons figuré (fig. 110-113). Cette division (au moins sur les matériaux que nous avons eus entre les mains) paraît se faire d'une façon très simple que nous serions tentés de rattacher à l'amitose. Le karyosome, normalement sphérique, s'étire et prend une forme en biscuit (fig. 113). Sur des stades un peu plus avancés, on voit à côté de cette forme en biscuit, d'autres types en bâtonnet plus ou moins allongé, puis en haltère. Il est en général possible de retrouver autour de ces corps chromatiques un espace clair et une membrane limitante. Enfin, les haltères s'allongent et la partie moyenne s'amincit ; finalement les extrémités se séparent. Les noyaux nouvellement séparés ont leur karyosome excentrique.

Dans la figure 114, le parasite a une double membrane. Nous devons ajouter que la membrane extérieure est exceptionnelle.

Dans certaines formes avancées (fig. 115), on distingue, dans la masse du parasite, des corps fusiformes ayant au centre le karyosome habituel des noyaux. Ces corps fusiformes donnent l'impression, non pas d'un noyau purement et simplement (ceux-ci sont sphériques), mais d'une masse protoplasmique différenciée autour d'un noyau punctiforme. N'est-ce pas le commencement de l'individualisation de sporozoïtes et n'y a-t-il pas là une analogie avec ce que nous trouvons chez *Cœlosporidium* (v. *infra*)? Nous ne voulons pas être trop affir-

matifs, mais nous avons cru devoir indiquer cette possibilité.

C'est là tout ce que nous avons pu voir de ce parasite, malgré que nous ayons examiné un très grand nombre de Motelles infectées. Il semble bien que, dans les glandes de l'estomac et des cæcums pyloriques (on ne rencontre jamais le parasite dans le reste de l'intestin), le développement n'aille pas plus loin[1]. Nous n'avons pas vu de spores ni de kystes rejetés par l'hôte.

Les Motelles se nourrissent surtout d'Idotées. Nous avons cherché sans succès dans l'Idotée une forme parasi taire qui pût se rapporter à la précédente.

10. *Ichthyosporidium phymogenes* C. et M.

(Pl. XIII, fig. 117-124)

Caullery et Mesnil, 1905 *b*.

Nous devons à l'obligeance de MM. Fabre-Domergue et A. Pettit un parasite que nous plaçons au voisinage du précédent. Il a été trouvé, à Concarneau, par M. Fabre-Domergue dans les coupes d'une tumeur que présentait un poisson, *Crenilabrus melops*. Le poisson mesurait environ 0 m. 15 de longueur. La tumeur avait le volume d'une noix et siégeait à la face ventrale, un peu en arrière des pectorales. Elle était recouverte par la peau et offrait à son sommet une petite excoriation. La dissection a montré qu'elle s'était développée entre la paroi musculaire et la peau.

Les coupes montrent que cette tumeur est entièrement formée par l'accumulation de petits nodules de tailles variées, formés aux dépens du tissu conjonctif. Les plus petits de ces nodules offrent l'aspect de la figure 117 : ils sont enveloppés par du tissu conjonctif et, à leur périphérie, les cellules de ce tissu se sont aplaties, leurs noyaux sont

[1] Dans les frottis de quelques-unes des Motelles parasitées, nous avons observé une production qui nous paraît être nettement parasitaire, mais dont nous ne pouvons en aucune façon affirmer le lien avec les précédentes. Nous la signalons à de futurs observateurs. Ce sont des groupes de corps nucléés très petits et très chromatiques (fig. 116), résistant plus que les tissus de la Motelle et le parasite précédent à la différenciation par l'alun de fer, après coloration à l'hématoxyline.

étirés. Au centre, les noyaux ont conservé une forme plus ramassée. Entre les noyaux, on voit un certain nombre de masses plus ou moins nettement délimitées et montrant des noyaux constitués par un karyosome massif entouré d'une auréole claire. Ces masses sont le parasite, qui, à l'origine, est mononucléaire, mais devient plurinucléaire. Un certain nombre des aspects observés, comme celui de la figure 118, indiquent nettement que le parasite à ce moment est intracellulaire. Les noyaux se multiplient par un processus qui paraît tenir de la mitose (fig. 120), sans que nous puissions cependant l'affirmer. La figure 119 montre une des phases terminales de la division nucléaire. La partie chromatique est, comme on voit, entourée d'une région vacuolaire bien délimitée.

La multiplication des noyaux du parasite conduit à des masses de forme irrégulière, comme celle que représente la figure 121. Ces masses sont groupées en un certain nombre dans chacun des nodules qui, à cette phase, ont un aspect nouveau. Les éléments cellulaires appartenant à l'hôte sont à la périphérie, quelquefois sur plusieurs rangées. Un certain nombre de leurs noyaux sont notablement hypertrophiés, évidemment sous l'action du parasite; les diverses cellules de la gaine du nodule paraissent indépendantes les unes des autres sur les coupes. La cavité du nodule est occupée par une substance finement granuleuse dans laquelle on voit les états plurinucléés du parasite disposés sans ordre (fig. 122). Tous les passages existent entre ce stade et le premier que nous avons décrit. On arrive à la constitution progressive de la zone centrale parasitaire, d'où les noyaux de l'hôte sont peu à peu éliminés.

Les nodules grossissent notablement. Celui que représente la coupe est petit. Dans certains d'entre eux, comme dans la figure 123, que leurs dimensions indiquent être un stade avancé, le parasite se présente sous un nouvel aspect : ce sont des masses sphériques de 45 μ environ de diamètre, dont quelques-unes ont une membrane d'enveloppe très nette et renfermant des corpuscules serrés les uns contre les autres, de forme arrondie ou allongée, mesurant de 5 μ à

7 μ. Ils présentent (fig. 124) tantôt un, tantôt deux noyaux constitués par des karyosomes compacts, notablement plus gros que ceux des formes décrites jusqu'ici. Dans certaines des masses, les corpuscules sont mêmes quadrinucléés. En somme, il se produit dans ces masses une multiplication des éléments en question. La division du noyau ne nous a montré aucune différenciation karyokinétique; on en voit d'allongés, puis en forme de biscuit, ensuite d'haltère, après quoi la séparation en deux s'achève. Il est donc très possible qu'il s'agisse ici d'une véritable amitose.

Quelles sont l'origine et la signification de ces dernières masses ?

Malgré des recherches attentives sur les préparations dont nous disposions, nous n'avons pas pu voir leur début. Il nous paraît indiscutable qu'elles se forment dans les nodules à évolution avancée, aux dépens des masses parasitaires qu'ils renferment. Nous serions tentés de croire à la fusion de plusieurs de ces masses pour former une sphère, comme le suggéreraient les dimensions respectives des unes et des autres et l'absence (au moins dans ce que nous avons pu étudier) de masses analogues de petites dimensions. Quoi qu'il en soit, une fois les masses sphériques constituées, elles se résolvent en éléments uninucléés qui se divisent un certain nombre de fois. L'ensemble des stades rappelle assez le début de la sporulation chez les *Haplosporidium*.

Nous n'avons aucune donnée précise sur le rôle de ces productions, et c'est d'une façon hypothétique que nous inclinons à les considérer (à cause de leur enveloppe) comme un appareil de propagation du parasite d'un hôte à l'autre. On pourrait encore songer à les interpréter comme des stades de copulation. Mais nous n'avons rien vu de décisif à ce sujet.

Nous ignorons le mode de pénétration du parasite.

Nous l'avons rapproché de l'espèce précédente à cause de l'analogie indiscutable d'aspect qui s'impose à l'examen des préparations. L'habitat n'est d'ailleurs pas très différent et les *Haplosporidium* sur lesquels nous avons beaucoup plus de données nous ont fait

assister à une grande variété dans le siège du parasite chez son hôte.

Comme on le voit par les descriptions précédentes, la forme végétative des deux derniers parasites que nous venons de décrire ressemble assez à celle des *Bertramia*. C'est pour cette raison que nous les plaçons provisoirement et par mesure d'ordre dans la même famille. Mais tant que la sporulation ne sera pas mieux connue, il est bien entendu que cette place est provisoire. C'est pour les mêmes raisons d'ordre et pour éviter des confusions que nous avons créé le genre *Ichthyosporidium*. Peut-être l'avenir conduira-t-il à scinder le genre et à faire des rapprochements nouveaux. Rappelons simplement ici la ressemblance de certaines formes avancées d'*I. gasterophilum* avec celles de *Cœlosporidium chydoricola* (comparer fig. 115 et 86).

V. — FAMILLE DES CŒLOSPORIDIIDÆ

(Genres *Cœlosporidium*, *Polycaryum* et *Blastulidium*)

Les 2 genres *Cœlosporidium* Mesn. et Marchoux et *Polycaryum* Stempell, auxquels nous adjoignons avec quelques réserves le genre *Blastulidium* Ch. Pérez, constituent encore un ensemble très naturel d'espèces, se rapprochant plus particulièrement de *Bertramia*.

Genre *Cœlosporidium* Mesnil et Marchoux, 1897

11. *C. chydoricola* Mesn. et March.

(Pl. XII, fig. 76-86)

Mesnil et Marchoux, 1897.

Ce parasite a été rencontré dans les *Chydorus sphæricus* (Crustacés Cladocères de la famille des *Lyncæidæ*), de l'étang des Fonceaux[1] dans les bois de Bellevue près Paris. Il occupe la cavité générale de l'hôte[2].

[1] Les Crustacés parasités avaient été recueillis (juin et juillet 1897) dans le ruisseau central de la partie publique de l'étang et dans une petite mare des carrières du voisinage. Les années suivantes, le tout était desséché.

[2] Le parasite a été étudié (1897) à l'état frais, ou après coloration *in toto* à la thionine phéniquée très étendue (on ajoute la thionine entre lame et lamelle ; les gros karyosomes des noyaux apparaissent bientôt en bleu aussi nettement que sur les

Les plus jeunes stades (fig. 76) se présentent sous forme d'une masse arrondie de 4 à 8 μ de diamètre avec une membrane mince et un noyau renfermant une masse chromatique unique centrale. De bonne heure, apparaît dans le protoplasme, de la graisse, sous forme d'un ou deux globules solubles dans le xylène et noircissant par l'acide osmique. En s'accroissant le parasite acquiert successivement 2, puis 4 noyaux (fig. 77-79), puis davantage. Il s'allonge, prend une forme de croissant à section circulaire (fig. 80-83 et 84) atteignant jusqu'à 60 et même 100 μ de long et un diamètre de 15 à 20 μ : dans l'axe, se déposent de gros globules graisseux et d'autres globules réfringents. Les noyaux deviennent extrêmement nombreux : ils diminuent de taille ; le karyosome, d'abord très gros, devient de plus en plus petit. Nous n'avons vu que très rarement des figures de division ; l'une (passage du stade uninucléé au stade binucléé) a été figurée (fig. 77). La paroi générale du parasite s'épaissit peu à peu, devient très résistante et sur les coupes colorées, différenciées au picro-indigo-carmin, elle prend une teinte brun jaunâtre comme la chitine.

Les noyaux sont plongés dans une masse de protoplasme indivise. Sur certains stades que leur taille indique comme très avancés, on voit dans la masse toujours continue du parasite de petits corps de 2 à 4 μ de longueur, ovoïdes ou fusiformes, avec un corpuscule chromatique à l'intérieur. Nous les interprétons comme des sporozoïtes (fig. 86).

Certains des *Chydorus* renfermaient jusqu'à 300 kystes plus ou moins avancés et de nombreux stades jeunes et nageaient néanmoins avec agilité dans les cristallisoirs ; mais ils succombaient beaucoup plus vite que les individus non infectés.

A côté de la série des stades précédents, caractérisée par l'existence très précoce des globules graisseux, on trouve d'autres corps (fig. 85)

préparations fixées) ou sur des coupes [fixation du *Chydorus* à la liqueur de Flemming ; coloration par la safranine et le picro-indigo-carmin ou par la thionine et le rouge Magenta ; la première de ces colorations s'est intégralement conservée (1905)]. Nous reproduisons, à quelques détails près, la description de Mesnil et Marchoux ; les figures de la planche sont extraites des préparations de ces auteurs.

allongés, cylindriques, atteignant de 20 à 30 μ de long sur 10 de large, à membrane mince, facilement déformable, montrant, *in vivo*, deux ou trois vacuoles claires centrales, mais ni globules réfringents, ni globules graisseux. Les noyaux ont la même structure que dans l'autre série de formes ; ils sont seulement, à taille égale du parasite, un peu moins nombreux.

Nous croyons que ces états dépourvus de réserves graisseuses et d'enveloppe kystique représentent des éléments propageant l'infection dans le *Chydorus*, c'est-à-dire la phase schizogonique du parasite. Nous avons d'ailleurs parfois observé un commencement de segmentation de ces formes, qui nous a paru conduire à des mérozoïtes uninucléés.

L'existence indubitable d'un dimorphisme évolutif chez les *Cœlosporidium* nous paraît en rapport avec l'existence précoce d'une membrane kystique autour des états sporogoniques du parasite. Dans ces conditions, une multiplication plasmotomique, comme chez les *Haplosporidium* par exemple, est rendue impossible.

L'infection des *Chydorus* doit se faire par le tube digestif. Nous avons parfois trouvé sur les coupes, dans l'épithélium intestinal, de petits corps arrondis, avec un protoplasme clair et un petit point chromatique central, qui rappellent comme forme et comme grosseur les productions interprétées comme sporozoïtes dans les kystes âgés. Les formes uninucléées de la cavité générale, d'où nous sommes partis dans notre description, sont d'ailleurs situées de préférence dans la région ventrale du corps.

Enfin Mesnil et Marchoux ont mentionné la présence, sur un certain nombre de Cladocères vivant en compagnie de *Chydorus sphæricus* et aussi sur ce dernier, d'ectoparasites rappelant beaucoup par certains stades de leur cycle évolutif (forme amibe, kystes à sporozoïtes, etc.) les *Amœbidium* de Cienkowsky. L'une des formes observées ressemblait beaucoup, comme forme, dimensions, structure nucléaire et inclusions dans le protoplasme, à des kystes de *Cœlosporidium*

arrivés environ au milieu de leur évolution. A côté de ces formes, on trouvait des stades plus jeunes.

Y a-t-il un rapport entre cet ectoparasite et *Cœlosporidium* ?

Nous comptions préciser ce point par de nouvelles recherches que le dessèchement de la station de *Chydorus* infectées a rendues impossibles. Nous verrons plus loin que Ch. Pérez a fait des observations parallèles à propos de *Blastulidium*.

Enfin, au point de vue de la Biologie générale, il est intéressant de noter que :

1° Tous les *Chydorus sphæricus*, renfermant dans leur cavité générale des stades âgés de *Cœlosporidium*, n'avaient ni ovaires, ni jeunes dans la cavité incubatrice ; l'endoparasite châtre donc son hôte. Les *Amœbidium* ectoparasites observés ne produisaient aucune action semblable.

2° Le *Cœlosporidium* endoparasite se rencontrait chez une espèce déterminée, à l'exclusion de toute autre. L'*Amœbidium* ectoparasite se présentait chez toutes les espèces de Cladocères vivant dans l'étang contaminé.

*
* *

Zacharias (**1903**, p. 212, pl. I, fig. 5) a retrouvé, dit-il, « *Cœlosporidium chydoricola* ou une variété à peine différente » en octobre 1902 dans quelques *Bosmina longirostris* O. F. M. des fossés entourant le château grand-ducal d'Eutin. Il indique seulement des dimensions un peu plus petites (46 μ sur 12 μ au maximum). Etant donnée la localisation très étroite du *Cœlosporidium chydoricola* à une seule espèce animale, nous sommes portés à croire que les formes vues par Zacharias appartiennent à une espèce distincte.

Genre *Polycaryum* Stempell, 1901

Ce genre renferme deux espèces trouvées par Stempell. Nous renvoyons à ses mémoires dont nous résumons ci-dessous les points essentiels. Nous avons pu vérifier une partie des faits sur des matériaux que l'auteur a eu l'amabilité de nous donner.

12. *Polycaryum branchipodianum* Stempell

(Fig. III du texte)

Stempell, 1901, 1902, 1903.

Il a été trouvé en avril 1901 dans des *Branchipus grubei* Dyb. provenant de mares de l'Elisenhain aux environs d'Eldena en Poméranie. Il pullule dans toutes les cavités entre les organes de l'hôte.

Les stades jeunes (fig. III, A et C) sont des masses de protoplasme

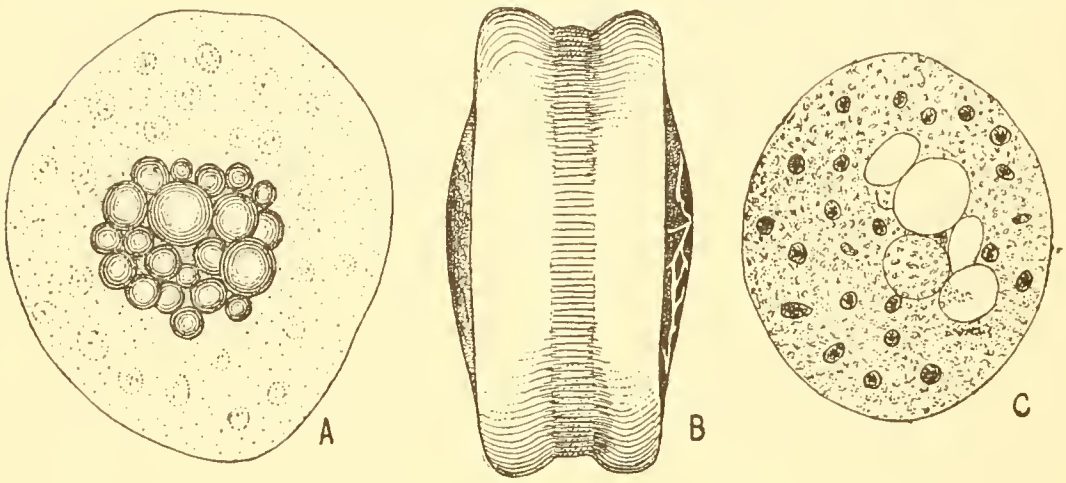


Fig. III. — *Polycaryum branchipodianum* (× 900 D. environ).
A. Stade sans membrane, d'après le vivant. — *B.* Kyste vu de profil. — *C.* Stade sans membrane, d'après une préparation colorée. (D'après Stempell 1902).

rrégulières, plurinucléées, avec de grosses gouttes graisseuses (très réfringentes, noircissant par l'acide osmique, laissant seulement après traitement par l'alcool, un espace vacuolaire) vers le centre. Les noyaux colorés montrent une chromatine compacte. Ces stades nus acquièrent un diamètre de 35 à 61 μ et 25 à 33 μ d'épaisseur et s'entourent d'une membrane kystique dont les réactions rappellent la chitine. Sa forme (fig. III B), très caractéristique, est lenticulaire ; la tranche offre deux bourrelets marginaux comprenant un sillon finement strié transversalement ; les deux faces présentent un système de lignes de renforcement très fines, auquel s'ajoute, sur l'une d'elles, un réseau de lignes beaucoup plus marquées. Le contenu du kyste renferme de nombreux noyaux assez difficiles à différencier (le protoplasme se colorant aussi très avidement) et dont la chromatine est

beaucoup moins abondante que sur les stades nus. Nous avons fait à ce sujet les mêmes constatations que Stempell.

Stempell a conservé à sec ces kystes pendant plusieurs mois sans y observer de changements.

Ils ne sont pas modifiés davantage par l'immersion prolongée dans l'eau, au bout de ce temps.

13. *P. læve* Stempell

(Fig. IV du texte)

Stempell, **1903**.

Espèce très voisine de la précédente, mais dont la sporulation a pu être observée. Trouvée en septembre 1902 par G. W. Müller et A. Thienemann dans des *Daphnia longispina* d'un étang du Thüringer-Wald (Gerlachsteich près de Reinhardsbrunn). Les Daphnies parasitées sont rendues opaques par la pullulation du parasite dans toutes les cavités du corps.

P. læve a, comme l'espèce précédente, une forme lenticulaire, avec les mêmes gouttelettes graisseuses ; il est nu ou entouré d'une paroi kystique plus ou moins épaisse ; il est plus petit (36 à 46 μ de diamètre sur 25 à 32 μ d'épaisseur) ; le kyste est lisse.

Les stades jeunes sont nus, de forme irrégulière, renferment des gouttelettes graisseuses et sont vraisemblablement plurinucléés (l'auteur n'a pas pu distinguer les plus jeunes qui sont sans doute uninucléés) (fig. IV, A-C).

A partir de la taille de la figure IV, C, la forme devient régulière et la paroi kystique se différencie ; elle va aller en s'épaississant jusqu'à 2,4 μ. Mais au fur et à mesure qu'elle s'épaissit ainsi, les gouttelettes graisseuses se subdivisent et se dispersent dans le protoplasme qui, finalement, prend un aspect finement granuleux homogène (figure IV, D-E). (Ces derniers stades n'ont pas été vus jusqu'ici chez *P. branchipodianum*). Les noyaux se multiplient activement par des processus que l'auteur rapporte à une modification de la karyokinèse ;

nous en retiendrons que (conformément à ce que nous avons signalé

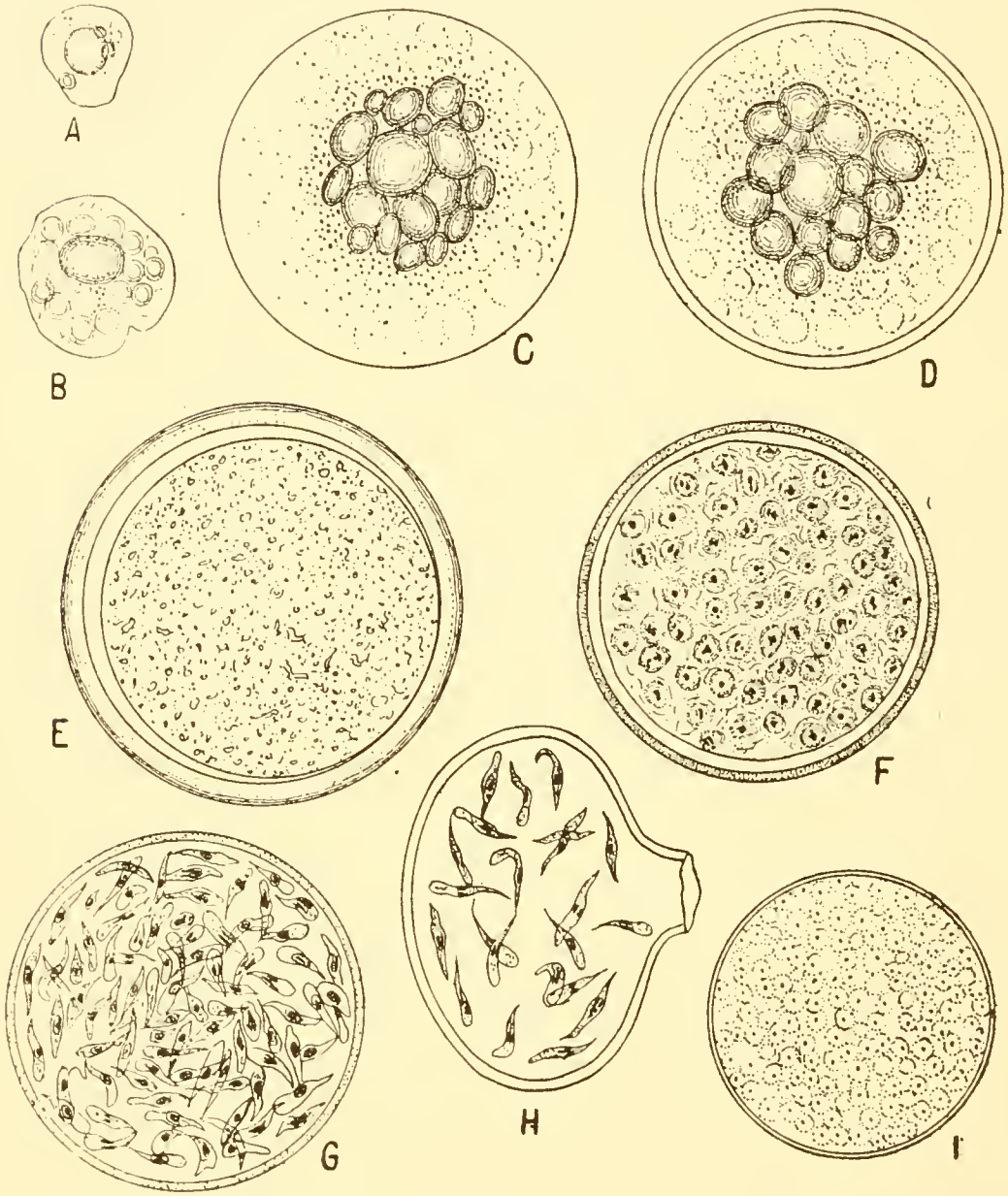


Fig. IV. — *Polycaryum lævе* (× 900 D. environ).
A-E, Stades divers de l'évolution, d'après des préparations montées au formol. — *F*, Début de la sporulation, coloration à l'hématoxyline. — *G*, Kyste avec sporozoïtes mûrs, d'après une coupe optique parallèle au plan de grand diamètre. — *H*, *Idem*, d'après une coupe perpendiculaire à la précédente. — *I*, Stade de sporulation anormale. (D'après Stempell 1903).

dans beaucoup de formes qui précèdent), pendant la division, on constate une membrane autour du noyau.

Dans cinq des Daphnies parasitées, Stempell a pu assister à la

sporulation des kystes (fig. IV G). Il faut observer seulement que ces kystes étaient plus minces que les précédents et ils présentaient sur l'une de leurs faces (fig. IV H) un orifice de 10 μ environ placé à l'extrémité d'une sorte de tube saillant. Les spores sont de petits corps allongés de 8 μ sur 2 μ de largeur et uninucléés. Elles n'ont pas été vues à l'état vivant.

Une Daphnie renfermait des kystes un peu plus petits et plus minces, sans graisse, où la sporulation a été observée en partie, jusqu'à un état sphérique des spores (fig. IV I) ; ces kystes offraient le même orifice que les précédents.

Stempell se demande si les kystes qui ont sporulé ne sont pas des formes d'été, les autres (et ceux de *Polycaryum branchipodianum*) étant des formes de résistance permettant de passer l'hiver.

Affinités des genres Cœlosporidium et Polycaryum.

Les affinités mutuelles de ces deux genres sont évidentes et d'ailleurs ont été reconnues par Stempell. Nous trouvons dans les deux cas la même structure générale, plurinucléée, avec la différenciation précoce de gouttelettes graisseuses au sein du protoplasme et formation d'une enveloppe kystique qui va en s'épaississant. Le cycle évolutif complet de ces parasites n'est pas encore connu, mais les faits observés par Stempell sur *P. lœve* fournissent des indications très intéressantes. Elles confirment à d'autres égards des distinctions établies par Mesnil et Marchoux sur *Cœlosporidium* et dont l'interprétation définitive est à donner.

Stempell en effet distingue plusieurs catégories de kystes différant par l'épaisseur et l'une d'entre elles au moins est dépourvue de graisse. Or, dans *Cœlosporidium*, toute une série de stades présente ce caractère et Mesnil et Marchoux les ont interprétés comme formant la série schizogonique. Quels que soient les rôles des deux catégories de formes, le dimorphisme paraît bien établi dans les deux cas. Les observations de Stempell donnent aussi créance à l'interprétation

chez les *Cœlosporidium* (v. fig. 86) d'un début de formation de sporozoïtes. Il faut espérer que des observations nouvelles, quand elles seront possibles, éclairciront les phases restées douteuses.

Quant aux affinités des deux genres avec les autres types, elles nous paraissent, par la structure des stades végétatifs, justifier leur jonction aux groupes des Haplosporidies.

Il y a, en effet, une grande analogie entre les stades nus plurinucléés de *Cœlosporidium* et *Polycaryum* et les stades végétatifs des *Bertramia*, ainsi que ceux des *Haplosporidium*. La présence de la graisse est une différence sans importance morphologique, qui traduit seulement une affinité étroite entre les deux genres qui en renferment.

Par contre, ce que l'on sait de la sporulation (et nous sommes les premiers à attribuer à ce processus une valeur systématique considérable) éloigne notablement ces derniers parasites des premiers. Bien que nos données soient peut-être incomplètes, il ne semble pas que l'on doive trouver ici des spores à enveloppes individualisées comme celles des *Haplosporidium* qui ont un faciès tout spécial. Il reste un trait commun cependant, c'est que les germes sont uninucléés dans les deux cas.

La structure des stades végétatifs n'aurait son équivalent ailleurs parmi les Sporozoaires que chez les Myxosporidies, mais ici moins encore qu'avec les Haplosporidies, nous n'avons de ressemblance dans la forme des spores.

D'ailleurs, une différence dans la sporulation comparable à celle des types qui nous occupent n'est pas sans analogues dans les autres ordres de Sporozoaires ; il nous suffira de citer les genres *Legerella* (sans parler du g. *Plasmodium*) parmi les Coccidies, et le g. *Aggregata* parmi les Grégarines, qui sont tout à fait comparables aux g. *Cœlosporidium* et *Polycaryum* puisque les sporozoïtes y sont nus dans le kyste.

En résumé, en se tenant à l'état actuel de nos connaissances, les deux genres *Cœlosporidium* et *Polycaryum* constituent un ensemble bien net (qui s'augmentera sans doute de nouveaux représentants) et

que nous croyons devoir former une famille spéciale, celle des *Cœlosporidiidæ*, dans les Haplosporidies.

Cette famille nous paraît, comme Mesnil et Marchoux l'exprimaient dans leur première note, se relier à la fois aux Sarcosporidies et aux *Amœbidium*.

Pour les Sarcosporidies, les affinités nous apparaissent à l'heure actuelle, étant donnés surtout les progrès réalisés dans nos connaissances sur les Sarcosporidies, moins étroites qu'on pouvait le penser en 1897. Quant aux *Amœbidium*, nous ne pouvons que reproduire ce que nous écrivions en 1897, aucun travail nouveau n'étant venu compléter nos connaissances sur ces organismes, qui remontent au travail de Cienkowsky (1861).

*
* *

Nous rattachons aux *Cœlosporidiidæ*, le genre *Blastulidium* de Ch. Pérez.

14. *Blastulidium pædophthorum* Ch. Pérez.

(Fig. V-VII du texte).

Ch. Pérez, 1903 et 1905.

Ce parasite a été trouvé par Pérez dans les *Daphnia obtusa* Kurz de la lagune de Gradignan, près de Bordeaux. Nous reproduisons ici ses deux notes (1903 et 1905) et les figures qui les accompagnent; les clichés nous ont été obligeamment prêtés par M. Pérez.

« Cet organisme est tout d'abord remarquable par sa stricte électivité. Il est exclusivement parasite dans les œufs pondus et les tout jeunes embryons, dans la cavité incubatrice des individus parthénogénétiques. Soit meilleure protection physique, soit véritable immunité proprement dite, les œufs fécondés de vraies femelles sont indemnes de toute infection. »

« Au stade végétatif adulte (fig. V A), le parasite est constitué, à l'intérieur d'une mince membrane d'enveloppe, par un corps protoplasmique ellipsoïdal, de 25 μ sur 20 μ, dont toute la partie cen-

trale est occupée par une volumineuse vacuole pleine d'un liquide hyalin. Dans l'écorce protoplasmique, sont régulièrement distribués de très nombreux noyaux sphériques, d'environ 2 μ, d'aspect vacuolaire, à membrane chromatique et à gros karyosome unique central. »

« La schizogonie, dont j'ai pu suivre tous les stades, débute par la division de l'écorce protoplasmique, primitivement continue, en autant d'éléments qu'il y a de noyaux ; les cloisons de séparation sont radiales, et dessinent en surface des champs polygonaux (fig. V C) ; de sorte que l'aspect du schizonte est tout à fait celui d'une blastula à vaste cavité de segmentation (fig. V B). Les mérozoïtes, mis en liberté par rupture de la membrane, sont sphériques (fig. V D). »

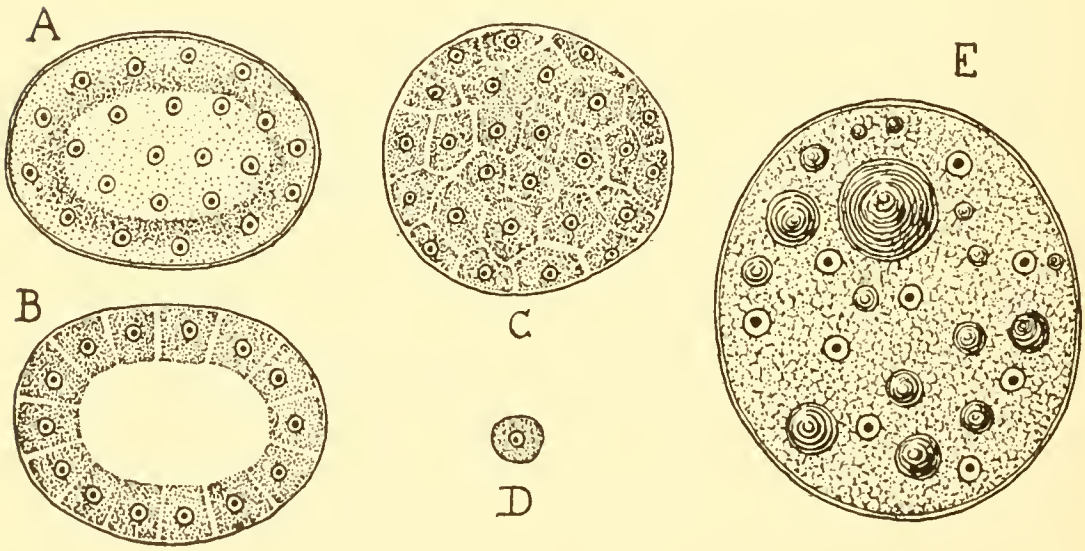


Fig. V. — *Blastulidium pædophthorum* (× 1200 D. environ).
A-C, Stades adultes, *A* avant la division. *B* au moment de la division, *D* forme de segmentation libre. *E* parasite externe. Cliché de M. Pérez.

« Cet organisme paraît devoir être rattaché, au moins jusqu'à plus ample informé, aux Sporozoaires de l'ordre des Haplosporidies (Caullery et Mesnil). Je l'appelle *Blastulidium pædophthorum* (n. g.; n. sp.). »

« L'épidémie a actuellement disparu ; mais les Daphnies portent maintenant à l'extrémité de l'abdomen, fixés aux téguments dans le

voisinage de la furca et des peignes, des parasites externes constitués par des ellipsoïdes de 35 μ sur 30 μ, et que l'on rencontre indifféremment sur les individus parthénogénétiques, les mâles et les femelles éphippiales. »

« Enveloppés d'une membrane, ces parasites sont constitués par une masse de protoplasme entièrement pleine, et des noyaux sont distribués dans toute son épaisseur, rappelant tout à fait ceux du parasite des œufs, à cela près qu'ils sont un peu plus gros. Souvent ces formes contiennent de volumineuses gouttelettes grasses (fig. V E). »

« Peut-être ces formes externes doivent-elles être rattachées au cycle évolutif du *Blastulidium*. (Cf. forme amœbidienne externe du *Cœlosporidium chydoricola* Mesnil et Marchoux. » (**1903**)

« *Nouvelles observations sur le Blastulidium pœdophthorum* »

« La Lagune de Gradignan, où s'était développée sur les Daphnies à l'automne 1902, une épidémie de *Blastulidium pœdophthorum*, est une mare à régime intermittent, qui a subi depuis cette époque des vicissitudes diverses de crue et d'étiage, comprenant des assèchements complets. A l'automne dernier (novembre 1904), les conditions étant redevenues sensiblement identiques à celles de 1902, la maladie, après deux ans d'absence contrôlée, a fait sa réapparition sur les mêmes Daphnies (*Daphnia obtusa* Kurz), et avec une intensité toute particulière : pourcentage élevé des femelles parthénogénétiques atteintes dans leur ponte, et développement exubérant des formes externes, de tailles diverses, qui loin d'être localisées au voisinage de la furca, se trouvaient un peu partout, sur tous les appendices des Daphnies, et même sur d'autres organismes, tels que des larves de *Corethra*. Cette réapparition simultanée des deux catégories de formes parasitaires est un argument qui vient corroborer l'hypothèse d'une relation génétique, fondée seulement jusqu'ici sur l'analogie cytologique. Comme d'ailleurs la maladie n'a jamais

pu être constatée dans aucune des mares voisines, on est fondé à admettre que ses germes ont dû persister sur place, aussi bien pendant les crues (avec disparition ou non des Daphnies) que pendant les assèchements. Le *Blastulidium* doit donc posséder des formes de résistance prolongée à des conditions défavorables de milieu. Peut-être les faut-il chercher dans les formes externes, dont le parasitisme est manifestement moins intime et moins électif, et qui sont souvent chargées de réserves graisseuses. »

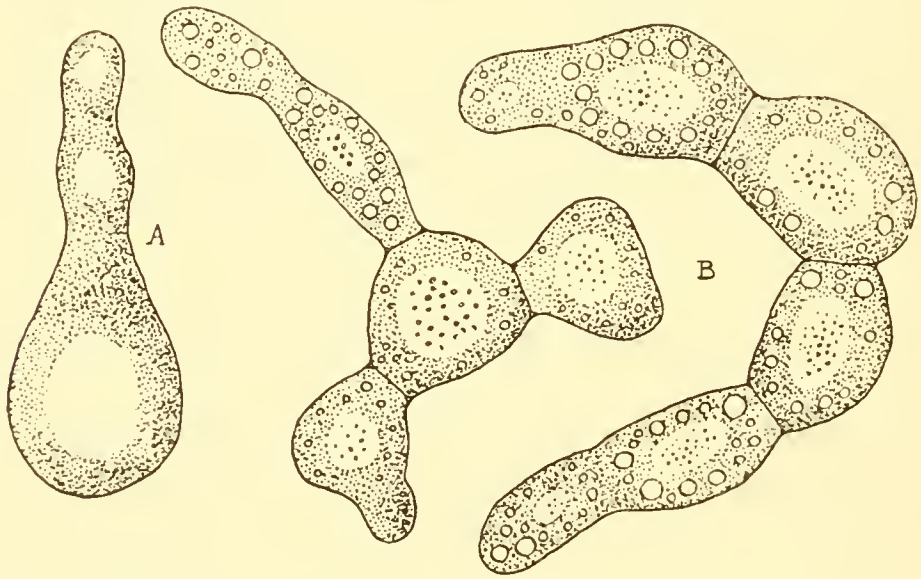


Fig. VI. — *Blastulidium pœdophthorum* (× 800 D.).
A et *B*, Formes végétatives bourgeonnantes, à l'état frais. Cliché de M. Pérez.

« Parmi les formes de la cavité incubatrice, produisant la destruction des œufs, j'ai pu observer à nouveau les schizontes blastulaires si caractéristiques, et m'assurer en outre de phénomènes de plasmotomie, donnant naissance à des formes d'aspect bourgeonnant rappelant celui de certaines levures (fig. VI, état frais). »

« Parfois ces aspects bourgeonnants affectent des individus que l'état de leur cytoplasme indique voisins d'une schizogonie prochaine (fig. VI, A). Mais, le plus souvent, les formes bourgeonnantes ont un cytoplasme bourré de sphérules réfringentes, et des granules animés de rapides mouvements browniens occupent les vacuoles liquides centrales (fig. VI, B). Cette même structure se retrouve d'ailleurs dans des formes simples, ellipsoïdales, mêlées en majorité aux

formes bourgeonnantes. Après fixation (fig. VII), le cytoplasme apparaît comme un lâche reticulum, assez fortement obscurci par l'acide osmique ; ses inclusions disparaissent, ou persistent au contraire, tantôt simplement grisées, tantôt d'un noir opaque attestant une nature graisseuse. Quant aux noyaux, au lieu de se présenter, comme ceux des schizontes, avec leur chromatine condensée en un seul karyosome central, ils sont souvent constitués par un amas serré de petits grains chromatiques distincts, entourés d'une auréole claire sans membrane distincte. Cet aspect permet de supposer qu'on est en présence de stades terminaux de divisions nucléaires. Les individus dont il vient d'être question représenteraient les stades de croissance végétative, accompagnée de multiplications nucléaires, précédant la schizogonie. »

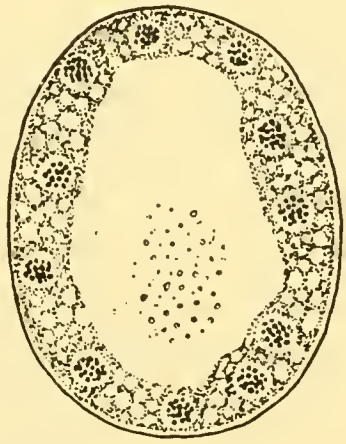


Fig. VII. — *Blastulidium pœdophthorum* (× 1300 D.). Bourgeon libre, d'après une préparation colorée. Cliché de M. Pérez.

« La nature variable des inclusions cytoplasmiques ne paraît pas en rapport avec le cycle évolutif, dont elle marquerait les étapes successives ; mais simplement plutôt avec la position topographique du parasite par rapport à l'embryon infecté et à sa nutrition, qui se fait par suite, soit aux dépens d'ébauches blastodermiques, soit aux dépens de réserves vitellines. » (1905)[1].

VI. — *FORMES A AFFINITÉS DOUTEUSES ET QUI DEVRAIENT PEUT-ÊTRE ÊTRE RANGÉES DANS LES HAPLOSPORIDIES*

Parmi les Sporozoaires qui ont été signalés ou décrits dans ces dernières années, un certain nombre seraient peut-être à rapprocher des Haplosporidies. Nous allons passer en revue ceux pour qui, à notre sens, il pourrait être question d'une semblable assimilation.

[1] M. Chatton a trouvé à Belfort, au printemps de 1905, une forme très voisine de *Blastulidium pœdophthorum*, sinon identique, dans *Simocephalus vetulus* (?)

15. *Scheviakovella* (n. gen.) *schmeili* (L. Pfr)

(Fig. VIII du texte).

SCHMEIL, 1890.

SCHEWIAKOFF, 1893.

Glugea schmeili, L. PFEIFFER 1895 (pages 61-63).

SCHEWIAKOFF a étudié avec beaucoup de soin un organisme parasite de divers *Cyclopidæ* [1] trouvés aux environs d'Heidelberg. Il a pu en suivre l'évolution *in vivo* et en a donné une description très précise. Cet organisme avait été rencontré antérieurement par SCHMEIL [2]. Il a été revu aussi sur des préparations par L. PFEIFFER qui l'a appelé *Glugea schmeili*. Les raisons que nous allons donner ci-dessous méritent au moins la création d'un nom générique. Nous proposons donc celui de *Scheviakovella*.

Résumons en quelques lignes les faits vus par SCHEWIAKOFF. Le premier état de ce parasite est une petite amibe mononucléaire de 3 à 7 μ sur 2 à 6 et présentant une vacuole contractile (fig. VIII A). L'auteur a vu la fusion de plusieurs de ces amibes en plasmodes et constaté que dans ceux-ci les noyaux se réduisaient à un seul. Les amibes ou les plasmodes s'enkystent à un certain moment (fig. VIII B, C) ; la vacuole contractile persiste encore pendant 24 à 48 heures (fig. VIII C); on ne voit plus le noyau unique *in vivo*, mais plusieurs vacuoles réfringentes qui sont vraisemblablement autant de noyaux résultant de la division du premier.

Dans le kyste, se forment des spores, au bout de trois jours environ ; la sporulation se fait par poussées successives. Ainsi en suivant les phénomènes sur un même kyste, SCHEWIAKOFF a vu, dix heures après le début des divisions nucléaires, six spores formées et dans le kyste une portion restante de protoplasme (fig. VIII E) ; au bout de 24 heures, il y avait 12 spores et il restait encore du protoplasme inutilisé ; il y avait 24 spores au bout de deux jours ; enfin après

[1] PFEIFFER donne comme hôtes : *Cyclops sp. varii*, *Diaptomus cœruleus* et *D. richardii* (*salinus*).

[2] Et peut-être par CLAUS (1863)

trois jours il y en avait un grand nombre et le reste protoplasmique était cette fois épuisé (fig. VIII F).

Les spores sont ovoïdes, ont 3 à 4 μ et un noyau unique parfaitement net. Elles présentent une particularité tout à fait spéciale ; celle de se diviser en 2 (fig. VIII I, 1 à 4). On n'en a pas fait sortir de filament spiral.

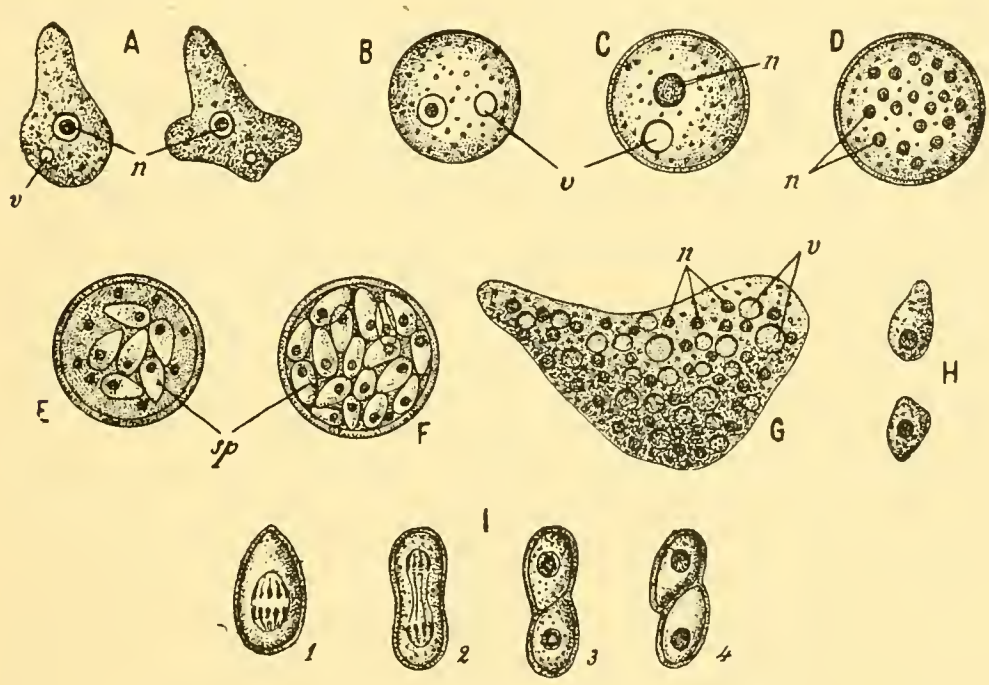


Fig. VIII. *Scheviakovella schmeili.* (× 1400 D. pour les fig. A-G. ; × 2400 D. pour les fig. H-I).

A. Stades amiboïdes. — B-D. Enkystement et multiplication des noyaux.— E. Kyste avec 6 spores. — F. Kyste rempli de spores. — G. Stade formé par l'union de plusieurs amibes et où les noyaux se sont multipliés. — H. Germes issus des spores. — I. Divers stades de la division des spores en 2.— *n*, noyaux ; *v*, vacuoles ; *sp*, spores. (D'après Schewiakoff).

Tels sont les faits particuliers qu'offre ce Sporozoaire. Schmeil l'a rapproché des Myxosporidies, Schewiakoff a songé un instant à le rapprocher des *Thelohania*, mais a renoncé à cette assimilation sur le vu de la description détaillée de celles-ci. L. Pfeiffer en fait une *Glugea*.

A notre avis, la structure de la spore le distingue des Microsporidies. Jusqu'à preuve contraire, l'absence de capsule polaire qui paraît bien établie, et la présence d'un seul noyau bien visible et

volumineux suffiraient à l'en séparer et le rapprocheraient au contraire des Haplosporidies. Par contre la formation successive des spores dans le kyste rappelle les *Glugea*. Enfin la présence d'un stade amibe *pourvu de vacuole contractile* est un fait unique jusqu'ici parmi les Sporozoaires.

Minchin (p. 320) après avoir résumé la description de Schewiakoff arrive à des conclusions toutes analogues : «... they differ from all known *Sporozoa*, first in the possession of a contractile vacuole in the trophic stage, secondly in their tendency to form plasmodia [1], and thirdly in the power of multiplication by fission possessed by the spores. They have indeed a certain superficial resemblance to the species of *Thelohania* which are also parasitic on the muscles of Crustacea, but they differ from all *Myxosporidia* [2] in the simple, undifferientiated character of the spores, a feature in which they resemble the *Haplosporidia*. If the Sporozoan affinities of these parasites are, as they seem to be, undeniable, then they must be regarded as quite the most primitive members of the group, linking the Sporozoa in a unmistakable manner of the true Rhizopoda. »

Ces conclusions sont tout à fait d'accord avec les nôtres. Nous les avions succinctement exprimées en 1899 et l'un de nous avait insisté peu après sur la valeur du stade amibe avec vacuole contractile, pour rattacher les Sporozoaires Endosporés aux Rhizopodes. « L'organisme [3] parasite des *Cyclops* que nous avons déjà indiqué pour établir l'origine phylogénique de tout l'ensemble des Endosporés doit l'être aussi ici pour établir que la place phylogénique des Haplosporidies est à la base des Endosporés. » Jusqu'à nouvel ordre, nous classons donc le genre *Scheviakovella* (toutes les remarques précédentes nous semblent justifier amplement la création d'un

[1] Il ne serait pas impossible que des observations soignées, *in vivo* dans des circonstances favorables, ne montrent ce même phénomène chez des Haplosporidies typiques. Néanmoins, en ce moment, la phrase de Minchin est rigoureusement exacte.

[2] Minchin prend ce terme au sens large.

[3] Mesnil (1899) p. 272.

nom générique) parmi les Haplosporidies. Il est à certains égards intermédiaire entre les *Haplosporidium* (spores à endospore épaisse) et les *Cœlosporidium* (sporanges à enveloppe épaisse). Si la constatation ultérieure d'une capsule polaire dans ses spores le rattachait définitivement aux Microsporidies, les particularités de son évolution maintiendraient toujours la légitimité d'une coupe générique pour lui.

16. *Chytridiopsis socius* A. Schn.

(Fig. IX du texte).

A. Schneider, 1884.

A. Schneider, à qui l'on doit tant d'observations précises sur les Sporozoaires, a signalé brièvement dans ces *Archives* en 1884 un parasite des cellules de l'épithélium intestinal des larves de *Tenebrio molitor* et de certaines *Blaps* (il suppose que les *Blaps* provenant des écuries sont plus particulièrement infectées), parasite qu'il a nommé *Chytridiopsis socius*. Nous reproduisons les figures qu'il en donne.

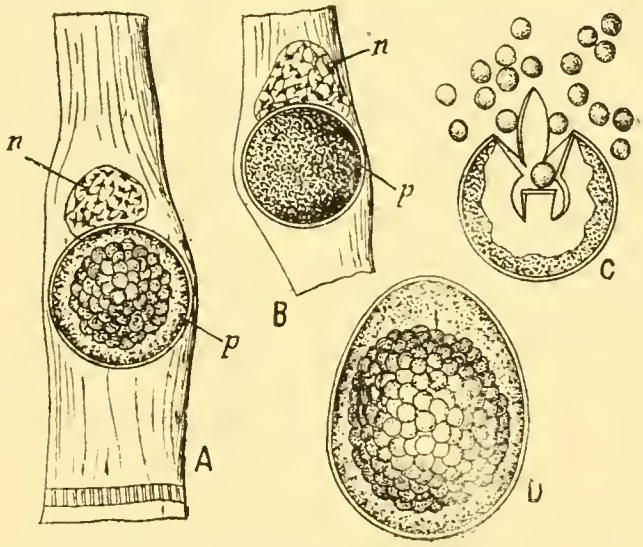


Fig. IX. *Chytridiopsis socius*.
A. Cellule épithéliale de l'intestin de *Blaps* montrant près du noyau *n* le *Chytridiopsis socius* (*p*) à l'état de kyste. — B. Fragment d'une cellule semblable avec le même parasite, moins avancé en développement. — C. Un kyste de *C. s.* éclaté par pression pour montrer la zone plasmatique périphérique et les spores. — D. Un kyste de très grande taille.
(Fig. et explication, d'après Schneider).

Ce sont des corps sphériques ou ovalaires mesurant de 15 à 20 μ de diamètre. Les exemplaires jeunes ont un contour net, un protoplasma clair semé de granulations rares. Schneider n'a pas pu mettre de noyau en évidence. Les états plus avancés sont entourés d'une

membrane à double contour et sont plus granuleux (fig. IX B). Plus tard, sous la paroi kystale, il reste une zone où le protoplasme a gardé son caractère primitif, mais le centre est formé par une accumulation de spores régulièrement disposées, réfringentes, sphériques, mesurant 1 μ, 5 de diamètre (fig. IX A et D.) Quand on écrase les kystes, la zone protoplasmique périphérique reste en place (fig. IX C). Les spores sont immobiles (?). Schneider n'y a pas vu de noyau. Les kystes s'obtiennent facilement dans les fèces de l'hôte.

Schneider avait songé surtout à des affinités de ce parasite avec des Chytridinées, mais il n'a jamais pu voir un état de zoospore. Ce qu'on en connaît fait songer à des affinités avec les Haplosporidies, plus particulièrement avec les *Cœlosporidiidæ* (enveloppe kystique) et *Bertramia* (caractères des spores). Nous avons signalé ces ressemblances en 1897. Minchin (**1903**) s'exprime de même : « By its spores and general appearance *Chytridiopsis* seems to approach very nearly to the *Haplosporidia* » (p. 317). Il serait à souhaiter que ce parasite fût retrouvé et réétudié.

17. *Cœlosporidium blattellæ* Crawley.

(Fig. X du texte.)

Crawley, **1905**.

Howard Crawley vient de décrire sous ce nom un parasite des tubes de Malpighi des *Blattella germanica* d'Amérique.

Les phases végétatives sont, quand elles ont la faculté de se développer dans toutes les directions, des masses ovoïdes (fig. X A) atteignant 20 μ de long, avec un certain nombre de granules chromatiques de 1 μ de diamètre (apparemment des noyaux) et un cytoplasme très acidophile. Généralement le parasite jeune est appliqué intimement par un de ses côtés contre la cellule malpighienne. Souvent les parasites sont extrêmement nombreux, pressés les uns contre les autres et affectent alors des apparences vermiformes ou discoïdes.

Quand la phase de reproduction se prépare, les noyaux deviennent très vacuolaires et montrent nettement des formes de division. Puis le protoplasme se fragmente et l'on a :

Ou bien des petits *corps sphériques* de 1 μ 1/2 à 2 μ contenus dans les mailles de ce qui reste de la masse plurinucléée (fig. X B). Finalement, ces petits corps deviennent libres dans la lumière des tubes. On n'y distingue pas de membrane nette. Ce sont peut-être des éléments d'auto-infection :

Ou bien des *spores* (fig. X C et *c*) de forme ovale, de 5 μ de long avec enveloppe très nette, et noyau unique, d'aspect assez variable. On les trouve surtout dans le tube digestif de la blatte.

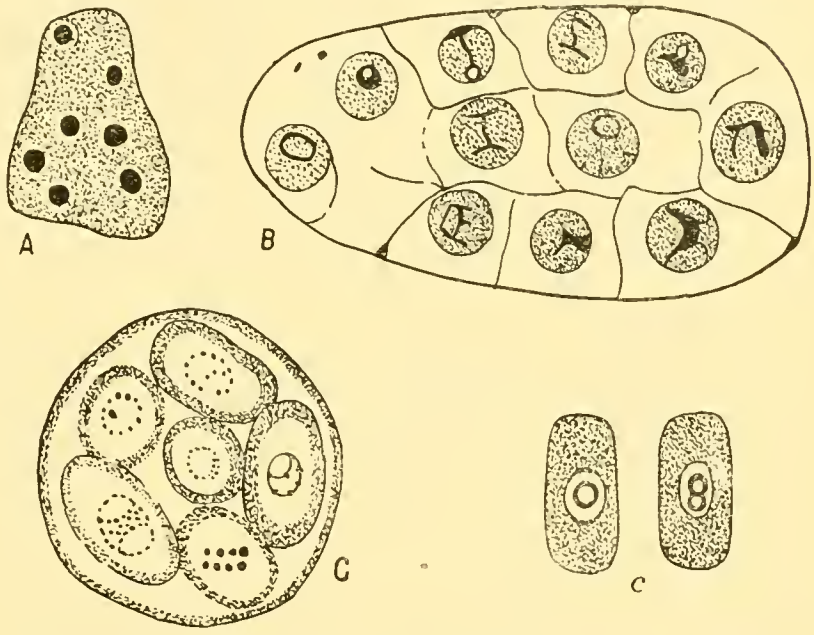


Fig. X. *Cœlosporodium blattellæ.*
A. Forme végétative. — B. Formation des « corps sphériques ». — C. Formation des « spores ». — *c*, 2 spores isolées. (D'après Crawley).

A notre avis, Crawley a eu raison de classer ce nouveau parasite dans les Haplosporidies. Mais il n'a évidemment rien à faire avec les *Cœlosporidium* où le place le savant américain, avec toutes réserves d'ailleurs. Ces affinités nous paraîtraient plutôt avec les *Bertramiidæ*, et en particulier les *Bertramia*. Nous avons préféré le faire figurer dans notre chapitre d'attente, en attendant les détails que Crawley ne manquera pas de donner dans le mémoire définitif qu'il nous promet.

Les Sérumsporidies de L. Pfeiffer.

(Fig. XI du texte.)

L. Pfeiffer, 1895.

L. Pfeiffer a créé en 1895 un ordre nouveau de Sporozoaires, sous le nom de *Sérumsporidies* (corrigé par Wasilewski en *Sérosporidies*) pour des parasites de la cavité du corps de divers Crustacés d'eau douce. Malheureusement les descriptions et les figures de Pfeiffer laissent tant d'incertitude que tous les auteurs ultérieurs ont été embarrassés pour caractériser cet ordre. Aucun travail n'étant venu jusqu'ici perfectionner les premiers résultats de L. Pfeiffer, on est obligé de se borner sur ces formes à quelques lignes souvent douteuses.

Une étude attentive de son mémoire nous amène à penser que quelques-uns des types vus par lui pourraient bien appartenir à la famille des *Cœlosporidiidæ*[1]; sous réserve de vérification, ils seraient :

1° « *Serumsporidium cypridis II* : *Mülleri* n. sp. » (p. 12), de *Cypris ornata* (*Cypris virens* Jur.). Labbé (1899, p. 121) désigne cette espèce sous le nom de *S. muelleri* L. Pfeiffer. Les kystes (fig. XI A) ont, d'après Pfeiffer, 50 μ sur 30 μ. L'espèce qu'il désigne sous le nom de « *S. cypridis* n.sp. *III* » (p. 14), et qui est parasite de *Cypris jurini* (*Cypris strigata* Müll.) est sans doute très voisine de la précédente. Pfeiffer se contente de dire qu'elle est caractérisée par sa taille particulière (*besondere Grösse*).

2° « *Serumsporidium cypridis* n. sp. *IV* » (p. 14) de *Cypris* n. sp. *Ichtershausensis*. Les kystes (fig. XI B) ont 30 μ sur 45 μ. Labbé (1899, p. 121) identifie cette espèce à *Blanchardina cypricola* (fig. XI C) décrite par Wierzejski (1890, pp. 192-198) pour une espèce parasite de *Cypris candida* Müll. et que Pfeiffer pense (avec un point de doute) avoir retrouvée chez *Notodromas monaca* Müll, et

[1] Ce sont les mêmes que Labbé (1899) a retenues, à l'exclusion des autres, dans les *Serosporidia*.

appelle « *Serumsporidium* (*Amœba ?*) *notodromadis* ». D'après Wierzejski, *Blanchardina cypricola* est caractérisé par des masses amiboïdes sacciformes plus ou moins cylindriques mesurant jusqu'à 500 μ (fig. C 1), se subdivisant par des étranglements en parties renflées. Celles-ci s'isolent et forment des kystes, fusiformes d'abord (fig. C 2), puis ovoïdes ou sphériques (fig. C 3 et 4). Ces kystes (de 38 à 54 μ) ont une capsule hyaline striée longitudinalement, qui devient bientôt très épaisse.

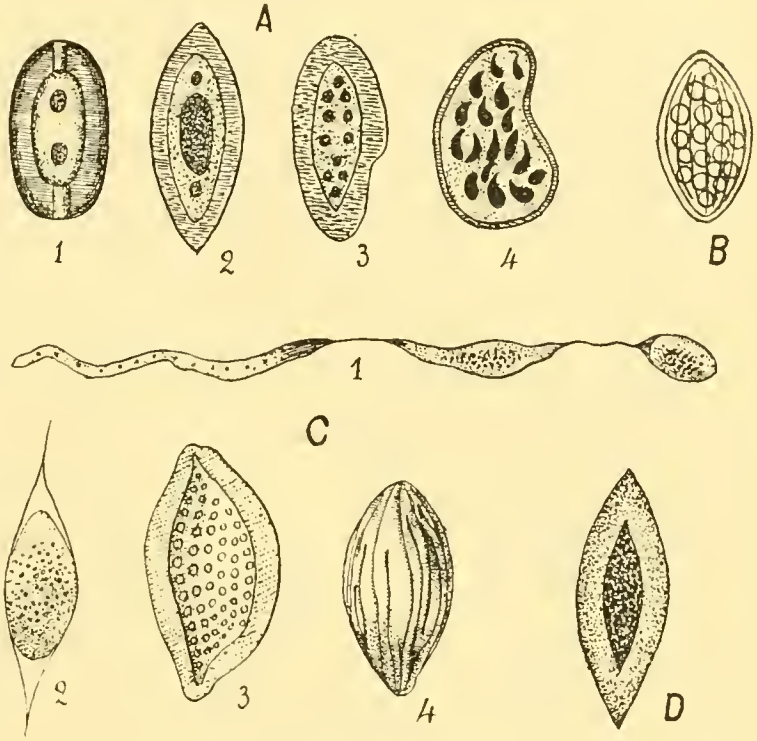


Fig. XI. Sérumsporidies (× 900 Diamètres pour A, B et D; — d'après Wierzejski, il ne serait que de 100 diam. pour C 1 ; de 165 pour C 2, 3 et 4).

A, 1, 2, 3, 4, Aspects divers de kystes de *Serumsp. mülleri* (d'après L. Pfeiffer). — B, Kyste de « *Serumsp. cypridis IV* » (d'après L. Pfeiffer). — C, *Blanchardina cypricola* : 1, forme végétative ; 2, début de kyste ; 3 et 4, kystes (d'après Wierzejski). — D, Kyste de *Serumsp. gammari* (d'après L. Pfeiffer).

3° « *Serumsporidium gammari* n. sp. » (p. 22) de *Gammarus pulex*. Kystes fusiformes de 32 à 90 μ de long (fig XI D).

Si, comme nous en faisons la supposition, tous ces organismes ont une structure et une évolution parallèles à celles des *Cœlosporidiidæ*, elles constitueront un genre spécial de cette famille, caractérisé par des kystes fusiformes, qui les distinguent des trois types *Cœlosporidiums*, *Polycaryum* et *Blastulidium*. Ce genre s'appellerait *Serosporidium* L. Pfeiffer 1895 (Syn : *Blanchardia* Wierz. 1890, nom préoccupé par *Blanchardia* Buchecker 1880, et *Blanchardina* Labbé 1899).

*
* *

Spengel (1892) a signalé (p. 661) et figuré (pl. III, fig. 50) dans sa Monographie des Entéropneustes des masses pluricellulaires occupant la cavité générale des *Ptychodera minuta* de Naples. Nous avons eu nous-mêmes l'occasion de les observer dans un de ces animaux (v. pl. XII, fig. 125). Nous pensons, comme Spengel, qu'il s'agit là de parasites et nous avons exprimé l'opinion qu'ils se rattachaient aux Haplosporidies. Mais, pour donner à ce rapprochement une précision suffisante, il serait nécessaire de connaître d'autres stades.

*
* *

Nous relevons dans le travail de Wacke (1903, p. 100) sur les Temnocéphales la mention d'un parasite trouvé dans l'épithélium stomacal d'un exemplaire de *Temnocephala chilensis* et rapporté aux Coccidies. Les figures qu'en donne l'auteur et dont la reproduction est ci-contre, ne nous paraissent pas légitimer ce rapprochement. Ce sont des masses de forme assez variée, à bords souvent légèrement invaginés et subdivisées en de nombreuses cellules dont chacune possède un noyau [1]. Il ne serait pas impossible que cet organisme ait des rapports avec les Haplosporidies.

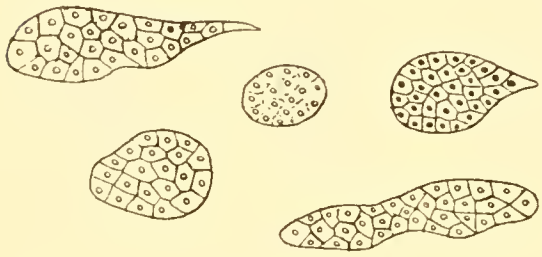


Fig. XII. Parasite du *Temnocephala chilensis*.
800 D. (D'après Wacke, 1903).

VII. — FORMES AYANT CERTAINES AFFINITÉS AVEC LES HAPLOSPORIDIES

Nous citons encore ici avec quelques indications sommaires un

[1] Wacke s'exprime ainsi : « In Magenepithel von *T. chilensis* fand ich bei einem Exemplare auch Parasiten von differenter Form und Grösse (voir fig. XII). Einige waren oval, andere rundlich mit mehr oder minder ausgezogener Spitze und glattem Rande, noch andere waren langgestreckt und ihre Ränder an verschiedenen Stellen gebuchtet. Auch Zellgrenzen liessen sich bei mehreren deutlich wahrnehmen und umschlossen je einen Kern, welcher in fast allen Fällen lateral starker tingirt war als medial. »

certain nombre d'organismes que l'on peut songer à certains égards à rapprocher des précédents.

Siedleckia nematoïdes C. et M.

Caullery et Mesnil, 1898 et 1899.

Nous avons décrit avec assez de détails cet organisme parasite de *Scoloplos mülleri* et d'*Aricia latreilli* et dont nous reproduisons ici quelques figures. Nous rappelons qu'il est libre dans l'intestin et éminemment mobile. Il se rattache seulement à la série actuelle par l'état plasmodial multinucléé. Quant à sa sporulation nous n'avons pu la connaître. En le décrivant, nous l'avons placé dans les Sporozoaires tout en le regardant comme aberrant et n'indiquant aucune affinité précise. L'opinion de Labbé qui suggérait un rapprochement avec les Mésozoaires n'a trouvé aucun écho. Elle ne saurait être basée que sur l'état plurinucléaire, mais à l'heure actuelle (et la presque totalité des formes précédentes en est la preuve), il n'y a pas là un critérium suffisant pour faire sortir un organisme des Protozoaires. Les affinités de *Siedleckia* restent toujours aussi obscures, et nous le plaçons ici que pour indiquer la possibilité d'affinités très vagues, peut-être d'un simple rapprochement phylogénique marqué par la structure plasmodiale

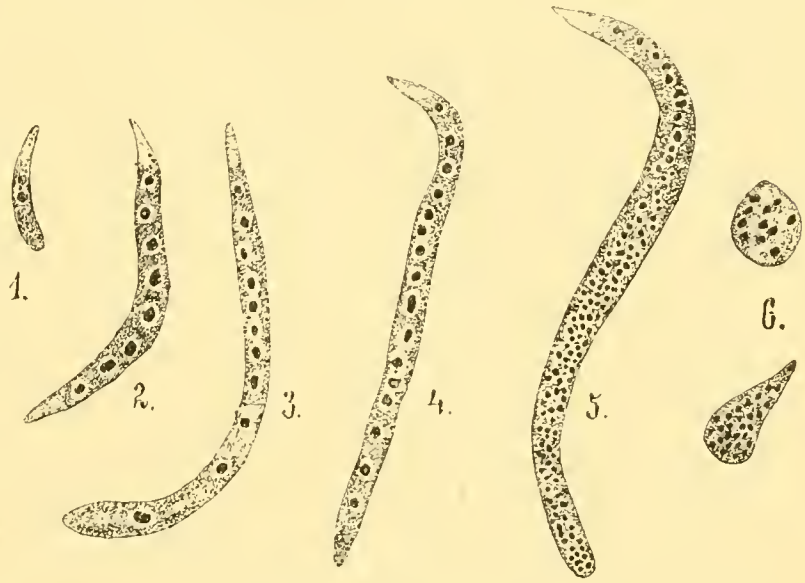


Fig. XIII. *Siedleckia nematoïdes* (× 550 diam.) — 1-5. Formes végétatives (l'extrémité proximale, par où le parasite s'attache à l'épithélium intestinal, est en haut). — 6. Bourgeons détachés des formes végétatives. (D'après Caullery et Mesnil, 1898).

de la phase végétative. C'est en découvrant les spores (si elles existent) qu'on fixera vraisemblablement la place de *Siedleckia*.

Joyeuxella toxoïdes Brasil.

Brasil. **1902** et **1904**.

Ce parasite a été trouvé par Brasil dans l'épithélium intestinal de la Pectinaire (*Lagis koreni*) sur les côtes du Calvados. L'auteur, malgré des observations nombreuses et très soignées, n'a pu en reconstituer tout le cycle évolutif ; en en cherchant les affinités, il a songé aux Haplosporidies d'une part, à *Siedleckia* de l'autre, mais pour en retenir surtout les divergences. Nous renvoyons, pour la description, à son mémoire paru ici même.

Rappelons que le parasite se présente sous la forme d'un croissant tantôt grêle, tantôt trapu, et qui, *alors qu'il a atteint toute sa taille, est encore mononucléaire*. Ce caractère suffit, à lui seul, à empêcher de regarder *Joyeuxella* comme une Haplosporidie. Ceci posé, il est évident que le mode de multiplication du parasite, surtout chez les formes enkystées, n'est pas sans rappeler la formation des sporozoïtes chez les *Cœlosporidiidæ*. Mais elle rappelle également ce que l'on observe chez les Sporozoaires ectosporés asporocystés et c'est, à notre avis, de ce côté, qu'il faut chercher les affinités de *Joyeuxella*, tous les Sporoz. endosporés ayant pour caractère fondamental une multiplication nucléaire se faisant parallèlement à la croissance. Pour le reste, nous souscrivons à l'opinion de Brasil qui dit (p. 229) : « l'état actuel de nos connaissances à son sujet nous engage à croire qu'il devra occuper dans la classification une place à part. »

Mycetosporidium talpa Léger et Hesse.

Léger et Hesse, **1905**.

Léger et Hesse ont décrit sous le nom de *Mycetosporidium talpa* un parasite de l'épithélium intestinal des *Otiorhynchus fuscipes* Ol.

recueilli dans les forêts de la Chartreuse, qui forme des plasmodes plurinucléés massifs ou rameux dont ils ont vu plusieurs formes. Ils ont observé aussi la sporulation du parasite ; il forme des sporanges renfermant 75 ou 100 spores contenant chacune 8 noyaux et sans doute 8 germes. En attendant la description figurée qu'ils promettent de cet intéressant organisme, il serait téméraire de spéculer sur ses rapports ; nous nous bornerons à rappeler la phrase par laquelle les auteurs terminent leur note ; ils estiment que ses affinités « sont plutôt du côté des Mycétozoaires que des Sporozoaires, bien qu'il ne soit pas sans présenter quelques rapports, peut-être d'ordre phylogénique, avec les Haplosporidies de Caullery et Mesnil. »

Les *Metchnikovella* Caull. et Mesnil

Caullery et Mesnil, 1897.

Les *Metchnikovella* ne sont pas non plus sans présenter des affinités avec les Haplosporidies. Il est d'abord clair que les kystes des *Metchnikovella* ne sont pas sans ressemblances avec ceux des *Cœlosporidiidæ* : dans un cas comme dans l'autre, on a, à l'intérieur de l'enveloppe kystique, un certain nombre de germes nus, uninucléés. Mais il est bien évident que cette ressemblance ne saurait impliquer une affinité de groupes, si elle ne s'allie pas avec une ressemblance dans les états végétatifs ; puisque, somme toute, c'est l'état végétatif plurinucléé, — où l'accroissement du nombre de noyaux marche de pair avec l'accroissement du plasmode, — qui conduit, avant la considération de tout autre caractère, à classer les Haplosporidies. C'est ainsi que nous avons été amenés à en faire des Sporozoaires endosporés ou Néosporidies.

Or, nous reconnaissons très volontiers que les états végétatifs des *Metchnikovella* méritent de nouvelles recherches. Ce que nous en avons décrit indique un système filamenteux assez compliqué qui rappelle beaucoup certains Champignons inférieurs. De plus, le mode de formation des kystes est assez particulier : l'appareil végétatif

s'individualise par portions qui s'entourent d'une membrane résistante, et c'est cette transformation *complète* d'une portion de l'appareil végétatif en un kyste qui nous a surtout amenés à rapprocher les *Metchnikovella* des *Holospora* de Haffkine. Ce système filamenteux n'est pas sans rappeler celui des parasites des *Cypris* décrits par Wierzejski (v. p. 163) et à un degré moindre les états végétatifs des *Blastulidium* de Ch. Pérez.

La différence essentielle serait que, d'après nos recherches déjà anciennes, les filaments des *Metchnikovella* ne seraient pas de véritables plasmodes, mais des sortes de gangues renfermant des cellules isolées. Tout cela mérite de nouvelles recherches que nous nous proposons nous-mêmes d'aborder.

Chez certains *Selenidium* (de *Spio martinensis* et de *Scolelepis fuliginosa*), on trouve parfois des inclusions parasitaires assez différentes des *Metchnikovella* décrites par nous chez d'autres Grégarines, et qui, à leur état probablement final (morula de cellules rondes), rappellent assez les *Bertramia*.

VIII. — LE GROUPE DES HAPLOSPORIDIES — SES AFFINITÉS.

Voyons maintenant, à la lumière des descriptions précédentes, l'ensemble des organismes que nous groupons sous le nom d'Haplosporidies et leurs affinités.

Nous avons compris dans le groupe proprement dit :

1° Les genres *Haplosporidium* et *Urosporidium* renfermant en tout 6 espèces parasites d'Annélides (famille des Haplosporidiidæ).

2° Les genres *Cœlosporidium*, *Polycaryum* et *Blastulidium* avec 4 espèces parasites de Crustacés (famille des Cœlosporidiidæ).

3° Les *Bertramia* et les *Ichthyosporidium* avec 4 espèces (famille des Bertramiidæ).

Nous avons exprimé la possibilité d'en rapprocher diverses formes vues, pour la presque totalité, par d'autres auteurs et sur lesquelles de nouvelles recherches seraient nécessaires.

Le premier groupe est le mieux connu et le mieux délimité. Nous avons pu observer à la fois sa phase végétative et sa sporulation, et cela sur six formes distinctes; de sorte que les caractères qui s'en dégagent ont une généralité et par suite une valeur taxonomique indiscutables. Or, on peut les résumer de la façon suivante : *Phase végétative à structure plasmodiale, avec multiplication active des noyaux. — Prolifération dans l'hôte sous cette forme, soit par simple plasmotomie, soit par des processus schizogoniques que nous n'avons pu préciser entièrement et que donnent à supposer les nombreux stades binucléés que nous avons rencontrés. Une fois la phase végétative terminée, formation de spores à double membrane : la membrane externe généralement mince, la membrane interne forte ayant à l'un des pôles un orifice ou s'ouvrant en clapet ; chaque spore renfermant un germe* UNINUCLÉÉ *ne présentant pas de capsule polaire. Les diverses spores sont enveloppées dans une membrane kystique commune qui reste mince.*

Le second groupe (*Cœlosporidium, Polycaryum, Blastulidium*) est moins bien connu et offre avec le premier des différences incontestables. Néanmoins il a en commun la structure plasmodiale des stades végétatifs ; la formation de spores proprement dites n'y a pas été observée. Dans *Polycaryum,* STEMPELL a vu seulement (*P. lævе*) se former des germes monozoïques nus dans l'enveloppe commune du parasite. MESNIL et MARCHOUX avaient observé antérieurement dans *Cœlosporidium* des stades qu'ils avaient eux aussi considérés comme le début de la formation de sporozoïtes. Il est fort possible que les germes vus par STEMPELL soient les seuls existants et que la propagation du parasite d'un hôte à l'autre soit assurée par la protection qu'offre la paroi générale épaissie. L'épaississement graduel de la membrane du parasite paraît en effet un fait constant. La pullulation de ces formes dans leur hôte semble être réalisée par des formes différenciées comme MESNIL et MARCHOUX l'ont indiqué pour *Cœlosporidium.* Un fait commun à tout le groupe, souvent très précoce, est la différenciation de graisse qui se dépose dans le protoplasme et qui,

si l'on s'en rapporte à l'exemple de *Polycaryum lævе*, est résorbée ou tout au moins émulsionnée, au moment où vont se former les sporozoïtes. Nous pouvons espérer, soit sur les types déjà connus, soit sur des formes nouvelles, qu'on ne manquera pas de signaler, un complément de données qui préciseront le cycle évolutif de ces types. Dès à présent leur parenté mutuelle nous paraît suffisamment établie et peut-être faudrait-il en rapprocher comme nous l'avons dit, quand elles auront été revues et décrites avec plus de soin, certaines Sérosporidies de L. Pfeiffer.

Les différences avec les *Haplosporidium* et *Urosporidium* font de ce groupe une famille spéciale ; la similitude des stades végétatifs nous paraît une raison suffisante de les maintenir dans l'ensemble des Haplosporidies. Par rapport aux *Haplosporidium*, elles se comportent à peu près comme les *Aggregata* vis-à-vis des autres Grégarines ; là aussi une enveloppe commune protège tous les sporozoïtes au lieu que ceux-ci soient répartis par groupes dans des sporocystes individualisés.

En ce qui concerne les *Bertramia* et les *Ichthyosporidium*, la question se pose dans des termes analogues. Les stades végétatifs plasmodiaux ont avec ceux des *Haplosporidium* une ressemblance incontestable et nous la croyons suffisante pour les réunir aux Hasplosporidies. Entre eux, ces deux genres ont une communauté d'aspect non moins indiscutable. Chez les *Bertramia*, tant *B. capitellæ*, que *B. asperospora*, on a vu, à la fin de la phase végétative, se former des spores uninucléées n'ayant pas à vrai dire la paroi différenciée de celles des *Haplosporidium*, mais comparables, somme toute, par leur etat unicellulaire. Chez les *Ichthyosporidium*, nous ne connaissons pour ainsi dire rien de la sporulation. Les quelques faits signalés sont plutôt des suggestions pour des observateurs plus heureux. C'est donc surtout sur ces formes végétatives qu'est fondé le rattachement de ces deux genres aux Haplosporidies, et ils nous semblent devoir y former une troisième famille autonome.

Des formes que nous avons rattachées plus ou moins hypothéti-

quement au groupe, pour la plupart, de nouvelles observations seules permettront de se prononcer et nous les avons placées ainsi en appendice pour attirer l'attention sur elles. Il en est cependant de très bien décrites, comme surtout *Scheviakovella schmeili* dont la phase végétative avec la formation progressive des spores rappelle les Microsporidies, tandis que la spore mûre paraît bien différente de ce groupe ; d'autres particularités telles que l'existence d'une vacuole contractile, la division des spores en deux, sont aussi spéciales. *Siedleckia nematoïdes* que nous avons décrite nous-mêmes offre avec les Haplosporidies l'analogie considérable d'une phase végétative plasmodiale, mais nous manquons de toute donnée sur la formation et la nature des spores. Nous nous bornons donc à enregistrer les analogies des stades végétatifs.

Quelles sont maintenant les affinités de l'ordre des Haplosporidies ainsi délimité ?

Elles sont d'abord avec les Sporozoaires que l'un de nous a groupés (Mesnil 1899) sous le nom d'Endosporés et qui correspondent aux Néosporidies de Schaudinn, c'est-à-dire à l'ensemble Myxosporidies, Microsporidies, Sarcosporidies : car chez ces groupes, à la différence des Coccidies et Grégarines, la croissance est accompagnée d'une multiplication nucléaire, et réalise un état plasmodial. Les Haplosporidies s'en distinguent à ce que la formation des spores n'est pas progressive au sein du plasmode (sauf pour *Scheviakovella*), mais se fait en une fois, à la fin de la phase végétative. Elles s'en distinguent surtout par l'absence de capsule polaire, la structure uninucléée de ces spores ; les Microsporidies dont on a pu être tenté de les rapprocher et dans lesquelles une partie des formes que nous considérons ont été d'abord rangées par les auteurs qui les ont vues, s'écartent à ce double point de vue des Haplosporidies, pour concorder avec les Myxosporidies ; les derniers travaux de Stempell indiquent quatre noyaux dans les spores des Microsporidies où, depuis Thélohan, on sait qu'il y a toujours une capsule polaire. L'aspect général des spores des Microsporidies soit *in vivo* (avec le point brillant), soit après

coloration, est très caractéristique et nettement différent de celui des Haplosporidies. Chez les Sarcosporidies, si la spore est uninucléée, elle renferme constamment une capsule polaire avec filament spiral, ainsi que l'un de nous l'a montré en collaboration avec LAVERAN. Néanmoins la distance serait peut-être moins grande avec ce dernier groupe qu'avec les autres, et avant de connaître les *Haplosporidium* typiques, c'est du côté des Sarcosporidies que nous avions cherché les affinités des premiers types observés, *Cœlosporidium* et *Bertramia*.

Nous avons aussi à ce moment indiqué un rapprochement entre *Cœlosporidium* et les *Amœbidium parasiticum* Cienk, dont E. PERRIER fait le groupe des Exosporidies et où vient se ranger l'*Exosporidium marinum* de R. SAND (1898) et où nous avons nous-mêmes classé provisoirement *Siedleckia nematoïdes*. Il y a incontestablement une grande ressemblance générale surtout entre les états végétatifs. Nous y avons insisté à propos du *Cœlosporidium chydoricola* ; nous avons noté pour cette espèce et pour le *Blastulidium pœdophthorum* de PÉREZ, la coïncidence de présence avec des parasites externes ; enfin, nous avons parlé des *Siedleckia* parmi les formes « ayant certaines affinités avec les Haplosporidies ». En l'état actuel de nos connaissances, il est impossible d'être plus précis.

Nous arrivons donc à cette conclusion que le groupe des Haplosporidies, constitué par plusieurs familles assez indépendantes les unes des autres, doit former un ordre spécial dans la classe des Sporozoaires ; sa place est dans la sous-classe des Néosporidies et certains de ses représentants offrent des analogies avec les Sarcosporidies et les Exosporidies.

Par la simplicité générale de leur évolution et la structure très simple de leurs spores, les Haplosporidies nous paraissent devoir être mises tout à la base des Sporozoaires, au moins des S. endosporés. Nous avons déjà fait valoir, en parlant de *Scheviakovella*, l'argument tiré de la phase amibe, avec vacuole contractile, de cet organisme. Nous y renvoyons.

D'autre part, les Haplosporidies ne sont pas sans affinités avec les

Champignons inférieurs tels que les Myxomycètes et les Chytridinées et surtout avec ceux dont l'évolution est la plus simple, les *Plasmodiophora*, que l'on regarde d'ailleurs comme un terme intermédiaire entre les Myxomycètes et les Chytridinées. Avec les Chytridinées, nous trouvons en commun l'existence de masses plurinucléées où l'accroissement de volume du corps va de pair avec l'augmentation du nombre des noyaux, et la présence de spores nombreuses, uninucléées, de structure simple. Mais les spores de Chytridinées sont des *zoospores* à 1 flagelle, rarement 2, ce que nous n'avons jamais observé chez les Haplosporidies. De plus, les ramifications de l'appareil végétatif des Chytridinées manquent chez nos Haplosporidies les mieux caractérisées. Peut-être, à cet égard, les formes telles que le *Serumsporidium* (*Blanchardia*) *cypricola* de Wierzejsky seraient-elles des formes de passage. Notons que le mode de formation de ce que nous appelons les kystes chez cette espèce (v. page 163), et peut-être aussi chez le *Blastulidium*, rappelle d'assez près, mais en plus simple, ce qui se passe chez les Chytridinées du genre *Cladochytrium*.

Chez les Myxomycètes, l'état plasmodial est secondaire, résultant de la fusion cytoplasmique (plastogamie) d'éléments unicellulaires; la phase d'accroissement du nombre des noyaux qui vient ensuite peut être nulle et est relativement de peu d'importance. Elle est déjà plus importante chez les *Plasmodiophora*. Mais ces différences avec les Haplosporidies dont nous tenons à souligner l'importance, seraient en partie comblées par l'existence de plasmodes *de fusion* dans le développement de *Scheviakovella* (v. *supra*, p. 156). A cet égard, *Scheviakovella* serait un type intermédiaire à la fois avec les Myxomycètes et les Rhizopodes proprement dits ou Amibiens.

A côté de ces différences, il faut noter des ressemblances : 1°) dans a morphologie des états végétatifs plasmodiaux ; 2°) dans les spores, qui sont immobiles. Il est vrai que chez les *Plasmodiophora* et les Myxomycètes, il en sort généralement des éléments flagellés. Mais ce caractère flagellé ne serait pas *constant* chez *Plasmodiophora*, ni

même chez les Myxomycètes[1]. Une autre différence consisterait en ce que l'enveloppe des spores de *Plasmodiophora* est cellulosique (Zopf) et non chitineuse.

En somme, il n'existe aucune différence vraiment tranchée entre les Haplosporidies et les organismes que nous venons de considérer.

Ces considérations corroborent ce que nous disions plus haut du caractère primitif des Haplosporidies dans les Sporozoaires, puisqu'elles permettent de rechercher l'origine de cette classe de parasites dans des Protistes très primitifs eux-mêmes.

Nous espérons que cette première synthèse, encore pleine de lacunes et d'imperfections, n'attendra pas trop longtemps un complément de précision, résultant de la découverte de formes nouvelles ou de faits nouveaux sur les types qui sont décrits ici. Nous attirons dans cette direction l'attention des zoologistes.

Paris, mai 1905.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1882. Balbiani. *Journ de Microgr.*, t. VI.

1884. Balbiani. Leçons sur les Sporozoaires.

1892. Bertram. Beitr. zur Kenntn. der Sarcosporidien und über paras. Schlaüche aus der Leibeshöhle der Rotatorien. (*Zool. Jahrb., Abth. f. Anat.* T. V.).

1894. Bilfinger. Zur Rotatorienfauna Württembergs. (*Ver. f. Naturk. in Württemb*, *fide* Zacharias).

1902. Brasil. *Joyeuxella toxoïdes* n. g., n sp. Sporozoaire parasite de l'épithélium intestinal de *Lagis koreni* Malmg. (*Arch. Zool. Exp.* (3), T. X, *Notes et Revues* n° 1).

1904. Brasil. Contrib. à la conn. de l'app. dig. des Annélides Polychètes. (*Arch. Zool. Exper.* (4), T. II).

1882. Bütschli. Protozoa in *Bronn's Tierreich.*

1897*a*. Caullery et Mesnil. Sur un type nouveau d'organismes (*Metchnikovella* n. g.), parasite des Grégarines. (*C. R. Acad. Sciences*, 15 novembre).

1897*b*. Mesnil et Caullery. Sur trois Sporozoaires parasites de la *Capitella capitata*, O. Fab. (*C. R. Soc. Biologie*, 20 nov.)

[1] Un caractère particulier du *Plasmodiophora* est l'absence de membrane au sporange. Nous ne le faisons pas entrer en ligne de compte, car il nous paraît très étroitement lié à l'habitat dans une cellule à parois protectrices.

1898. Caullery et Mesnil. Sur un Sporozoaire aberrant (*Siedleckia*, n. g. (*C. R. Soc. Biologie*, 26 nov.).

1899*a*. Caullery et Mesnil. Sur le genre *Aplosporidium* (nov.) et l'ordre nouveau des Aplosporidies. (*C. R. Soc. Biologie*, 14 oct).

1899*b*. Caullery et Mesnil. Sur les Aplosporidies, ordre nouveau de la classe des Sporozoaires. (*C. R. Acad. des Sciences*, 16 oct.).

1899*c*. Caullery et Mesnil. Sur quelques parasites internes des Annélides. (*Miscell. biol. déd. au prof. Giard. Trav. lab. Wimereux*, T. VII).

1899*d*. Caullery et Mesnil. Sur les parasites internes des Annélides, etc. (*C. R. Congrès A. F. A. S.*, Boulogne).

1899*e*. Caullery et Mesnil. Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines. (*Archives d'Anat. microsc.*, T. III, mars).

1905*a* Caullery et Mesnil. Sur quelques nouvelles Haplosporidies d'Annélides. (*C. R. Soc Biologie*, 1er avril).

1905*b*. Caullery et Mesnil. Sur de nouvelles Haplosporidies parasites des Poissons. (*C. R. Soc. Biologie*, 8 avril).

1905*c*. Caullery et Mesnil. Recherches sur les Actinomyxidies (*Archiv für Protistenkunde*, T. VI).

1861. Cienkowsky. Ueber parasit. Schlaüche auf Crustaceen u. einige Insectenlarven (*Amœbidium parasiticum*) (*Botanische Zeitung*, T. XIX.).

1902. Cohn (Ludw.). Protozoen als Parasiten in Rotatorien. (*Zool. Anz.* T. XXV.).

1905. Crawley (Howard). *Cœlosporidium blattellæ*, a new Sporozoan parasite of *Blattella germanica*. (*Proc. Acad. Nat. Sciences Philadelphia*, 1905).

1895. Fritsch. Ueber Parasiten der Crustaceen und Räderthiere. (*Bull. Intern. Ac. Sc. Emp. Franc. Joseph Prague*, T. II.

1901. Fritsch. Untersuchungen des Elbeflusses und seiner Altwässer. (*Arch. Landes f. Böhmen*, t. XI p. 84).

1905. Hesse. Sur *Myxocystis Mrazeki* Hesse, Microsporidie parasite de *Limnodrilus Hoffmeisteri* Clap. (*C. R. Soc. Biologie* T. LVIII, 7 janv.).

1899*a*. Labbé. (*Bull. Soc. Zool. France*, T. XXIV, p. 178, juin).

1899*b*. Labbé. *Sporozoa*, in *Tierreich*, fasc. V.

1899. Laveran et Mesnil. Sur la morphologie des Sarcosporidies. (*C. R. Soc. Biologie*, 25 mars).

1905. Léger et Hesse Sur un nouveau Protiste parasite des Otiorhynques. (*C. R. Soc. Biologie*, T. LVIII, 21 janv.).

1899. Mesnil. Essai sur la classification et l'origine des Sporozoaires. (*Cinquantenaire de la Soc. de Biol.*, pp. 258-273).

1897. Mesnil et Marchoux. Sur un Sporozoaire nouveau (*Caro-poridium chydoricola* n. g., n. sp.), intermédiaire entre les Sarcosporidies et les *Amœbidium* Cienk. (*C. R. Acad. Sciences*, 2 août et *C. R. Soc. Biologie*, 31 juillet).

1900. Minchin. *Sporozoa* in *A Treatise on Zoology* by E. Ray Lankester.

1897. Mrazek. Ueber eine neue Sporozoenform aus *Limnodrilus*. (*Sitzungsber. d. k. bohm. Ges. d. Wissenschaft*).

1903. Pérez (Ch.). Sur un organisme nouveau (*Blastulidium pœdophthorum*), parasite des embryons de Daphnies. (*C. R. Soc. Biol.*, T. LV).

1905. Pérez (Ch.). Nouvelles observations sur le *Blastulidium pœdophthorum*. (*C. R. Soc. Biologie*, T. LVIII).

1892. Perrier (Ed.). Traité de Zoologie, Paris, T. I.

1895. Przesmycki. Ueber paras. Protozoen aus dem inneren von Rotatorien. (*Bull. Acad. Sciences Cracovie*, 1901)

1901. Pfeiffer (L.). Die Protozoen als Krankheitserreger. Nachträge, Jéna, G. Fischer.

1902. Rousselet. The genus *Synchæta* : A monographic Study, with Descriptions of five new Species (*Journ. of the Roy. Micr. Soc.*).

1890. Sand. *Exosporidium marinum*. (*Bull. Soc. Belg. Microsc.*, T. XXIV.)

1893. Schewiakoff. Ueber einige ekto-und endoparasitische Protozoen der Cyclopiden. (*Bull. Soc. Nat. Moscou*, n° 1).

1890. Schmeil. Beitr. zur Kenntn. der freileb. Süsswassercop. Deutschlands, etc (*Zeits. für Naturwiss.*, T. LXIV).

1884. Schneider (Aimé). Sur le développement du *Stylorhynchus longicollis*. (*Arch. Zool. Exper.* (2), T. II).

1892. Spengel. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Monogr, 18.

1901. Stempell (W.). Ein neues parasitäres Protozoon aus *Branchipus grubei* Dyb. (*Tageblatt d. Ven. Intern. Zool. Congr.*, n° 4).

1902*a*. Stempell (W.). Ueber *Polycaryum branchipodianum* n. g. n. sp., [*Zool. Zahrb.* (*Abth. f. System*), T. XV, 1902].

1902*b*. Stempell (W.). Ueber *Thelohania mülleri*, L. Pfr. [*Zool. Jahrb.* (*Abth. für Anat.*), T. XVI].

1903. Stempell (W.). Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Polycaryum* (*Archiv. für Protistenkunde*, T. II).

1904. Stempell (W.). Ueber *Nosema anomalum*, (*Archiv für Protistenkunde*, T. IV).

— Voigt. (Cité d'après Zacharias 1903).

1903. Wacke. Beiträge zur Kenntniss der Temnocephalen, [*Zool Jahrb. Suppl.* (*Fauna Chilensis*, T. III)].

1890. Wierzejski. Note préliminaire sur le *Blanchardia cypricola*, nov. gen , nov. sp. (*Bull. Soc. Zool. France*, T. XV).

1893. ZACHARIAS. *Forschungsber. aus der Biol. Stat. zu Plön*, T. I.

1898. ZACHARIAS. Unters. ü. d. Plankton d. Teichgewässer. (*Ibid.*, T. VI).

1902 ZACHARIAS. Zum Capitel der « wurstförmigen Parasiten » bei Räderthieren. (*Zool. Anz.*, T. XXV).

1903. ZACHARIAS. Ueber die Infektion von *Synchæta pectinata* mit den parasitischen Schlaüchen von *Ascosporidium Blochmanni*. (*Forschungsber. aus der Biol. Stat. zu Plön*, T. X).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XI.

FIG. 1.-15. *Haplosporidium heterocirri* C. et M., (préparations fixées au liquide de Perenyi et colorées à l'hémalun).

FIG. 1 *a et b*. Spores (*ad vivum*) ; *b*, après séjour dans l'eau de mer. G. = 1100.

FIG. 2. Portion d'épithélium intestinal d'*Heterocirrus viridis* parasité montrant divers stades avancés, au contact du manchon sanguin. Le kyste à gauche a ses spores mûres. Entre ces kystes avancés et la couche des noyaux de l'épithélium, nombreux stades 2 et 4 du parasite. G = 550.

FIG. 3. Stade à 2 noyaux ; 2 *b*, préparation à la karyokinèse ; 2 *c*, fin de la karyokinèse conduisant au stade 4. G = 1150.

FIG. 4. Stade à 4 noyaux ; *b* préparation à la karyokinèse G = 1150.

FIG. 5. Stade à 8 noyaux ; *b* préparation à la karyokinèse G = 1150.

FIG. 6. Un stade un peu plus avancé. Noyau près de se diviser G. = 1150.

FIG. 7-9 Coupe ou portion de coupes dans des stades plus avancés — En 9, phase voisine de la karyokinèse. G = 1150.

FIG. 10. Coupe d'un stade à noyaux couplés. G = 1150

FIG. 11. Isolement des éléments qui deviendront les spores. Certains noyaux paraissent s'être atrophiés. G = 1150.

FIG. 12. Portion de coupe d'un stade où la paroi des spores a commencé à se former. G = 1150.

FIG. 13. Un des éléments de la figure précédente. G = 3.000.

FIG. 14. Coupe tangentielle d'un kyste avec spores mûres, montrant le chevelu de la membrane extérieure des spores, G = 1150.

FIG. 15. Elément à noyaux très nombreux et très petits, se rencontrant parfois dans l'épithélium intestinal d'*Heterocirrus* et appartenant peut-être au cycle évolutif d'*Haplosporidium*. G = 1150.

FIG. 16-29. *Haplosporidium scolopli* C. et M.

FIG. 16. Un kyste mûr avec les spores (d'après un frottis). G = 250

FIG. 17. Spores mûres *ad vivum* (clapet ouvert). G = 1150.

FIG. 18. Un segment d'une coupe longit. d'un vaisseau de *Scoloplos* parasité et renfermant l'*Haplosporidium* à un stade peu avancé (pas encore de spores mûres). on voit différents stades du parasite à l'état végétatif. G = 250.

FIG. 19. *a-d*. Stades à 2 noyaux. 2 *b* noyaux au contact ; 2 *c* préparation à la karyokinèse, 19 *d*, karyokinèse. G = 1150.

FIG. 20 *a-c*. Stades à 4 noyaux ; *c* préparation à la karyokinèse G = 1150.

FIG. 21. Stade à 8 noyaux. G = 1150.

FIG. 22. Coupe d'un stade ultérieur du developpement (plurinucléé). G = 1150.

FIG. 23. Forme particulière où les noyaux sont disposés en file serrée. G = 1150.

Fig. 24. Stade avancé précédant probablement l'individualisation des sporoblastes. La chromatine est condensée en deux amas très chromatiques autour desquels on voit un noyau clair, limité par une ligne nette circulaire. Ces sphères sont plongées dans une masse continue finement granuleuse. G = 1150.

Fig. 25. Stades un peu plus avancés que le précédent, montrant différentes phases de la division des noyaux ; les sphères renfermant la chromatine ont augmenté aux dépens de la masse commune interposée. G = 1150.

Fig. 26 *a-d*. Quelques figures de divisions nucléaires des stades avancés précédents. G = 3,000.

Fig 27. Sporoblastes isolés et dont le noyau est déjà divisé en 2. G = 1150.

Fig. 28. Sporoblastes isolés ; formation de 4 noyaux dans chacun d'eux (?). G = 1150.

Fig. 29. Différenciation de la paroi des spores jeunes et isolées. G = 1150.

Les figures 16, 17, 27 et 29 d'après des frottis colorés à l'hématéine ; les autres d'après des coupes colorées à l'hematoxyline ferrique.

Fig. 30-43. *Haplosporidium marchouxi* C. et M.

Fig. 30. Kyste mûr (*ad vivum*). G = 360.

Fig. 31. Spores mûres (*ad vivum*). G = 1100.

Fig. 31 *a*. Spores mûres après fixation et coloration. G = 1150.

Fig. 32 *a* et *b*. Stades jeunes (2 et 4 noyaux) intracellulaires. G = 1150.

Fig. 33 et 34. Fragments de coupes du tissu péritonéal d'une Salmacine, chez laquelle l'infection est relativement récente. On voit de nombreux stades du parasite dans les cellules de la Salmacine dont les noyaux sont hypertrophiés. G = 1150.

Fig. 35. Fragment d'une coupe de Salmacine infestée, montrant des stades assez jeunes : *ec.* ectoderme de la Salmacine. On voit divers stades jeunes intracellulaires et des stades avancés qui sont tombés dans des espaces intercellulaires. En *sp.*, kystes avec spores jeunes en voie de différenciation. G = 550.

Fig. 36 *a* et *b*. Stade à 2 noyaux très gros (?) ; *b* stade de peloton. G = 1150.

Fig. 37. Karyokinèse dans des stades à 2 noyaux. G = 1150.

Fig. 38. Stade à 8 noyaux. G = 1150.

Fig. 39. Stade à 16 noyaux. G = 1150.

Fig. 40. Stade à 30 noyaux environ. G = 1150.

Fig. 41. Stade avancé, avec noyaux nombreux, à chromatine compacte, membrane périnucléaire très nette ; masse de protoplasme continue chromophile ; précédant probablement de peu la formation des sporoblastes. G = 1150.

Fig. 42. Fragment d'un kyste avec sporoblastes isolés et à noyaux déjà divisés en deux. G = 1150.

Fig. 43. Fragment d'un kyste à sporoblastes isolés renfermant chacun quatre noyaux. G 1150.

Les figures 32, 36, 38-43 d'après des frottis (coloration à l'hématine), les autres, d'après des coupes colorées à l'hématoxyline ferrique.

Fig. 44-45. *Haplosporidium potamillæ* C. et M.

Fig. 44. Spores mûres. *a* et *b* montrent la membrane extérieure sous forme de plis superficiels. G = 1150.

Fig. 45. Diverses formes végétatives, d'après des frottis : coloration à l'hématéine. G = 1150.

PLANCHE XII.

Fig. 46-56. *Haplosporidium vejdovskii*, C. et M.

Fig. 46. Spores mûres. G = 1150.

Fig. 47. Portion d'épithélium intestinal de *Mesenchytræus flavus* avec deux stades avancés à la face basale et deux jeunes stades correspondant aux figures 51 et 52, au contact du sinus sanguin (s.s.) G = 550.

Fig. 48 *a-d*. Stade à 2 noyaux ; 48 *b* et *d* karyokinèse. G = 1150.

Fig. 49 *a-b*. Stade à 2 noyaux ; membrane des noyaux peu chromatique. G = 1150.

Fig. 50 *a-b*. Stade à 4 noyaux. G = 1150.

Fig. 51. Stade à 8 noyaux (deux sont sur la coupe voisine). G 1150.

Fig. 52. Stade à 8 noyaux ; noyaux peu chromatiques. G = 1150.

Fig. 53. Stade avancé : le parasite s'est décomposé en cellules distinctes. G = 1150.

Fig. 54. Division du noyau dans les éléments cellulaires individualisés. G = 1150.

Fig. 55. Coupe d'un stade à éléments binucléés individualisés. G = 1150.

Fig. 56. Spores individualisées et en voie d'achèvement. G = 1150.

D'après une série de coupes communiquées par M. Vejdovski. Coloration hémalun-éosine.

Fig. 57-75. *Urosporidium fuliginosum* C. et M.

Fig. 57. Coupe d'un kyste mûr montrant la disposition radiée des spores.

Fig. 58. Une spore colorée. G = 3.000.

Fig. 59. Stade à 2 noyaux grands. G = 1150.

Fig. 60. Stade à 4 noyaux grands G = 1150.

Fig. 61. Stade à 8 noyaux grands. G = 1150.

Fig. 62-63. Stades plus avancés et en forme de lame. G = 1150.

Fig. 64. Stade à 2 noyaux petits. G = 1150.

Fig. 65. Stade à 4 noyaux petits. G = 1150.

Fig. 66. Stades plus avancés à noyaux petits. G = 1150.

Fig. 69-70 Stades lamelleux à gros noyaux, avec éléments binucléés analogues à la fig. 64, en contact intime, paraissant englobés ou en voie de s'échapper. G = 1150.

Fig. 71. Karyokinèses dans un stade assez avancé (Stade de la plaque équatoriale). G = 1150.

Fig. 72. Fin de la karyokinèse dans un stade assez avancé. La membrane nucléaire a persisté. G = 1150.

Fig. 73. Coupe d'un stade assez avancé et formant encore une masse continue. G = 1150.

Fig. 74. Stade avancé à noyaux assez petits. Il se fait des vacuoles dans le protoplasme, prélude de la séparation d'éléments unicellulaires. G = 1150.

Fig. 75. Stade à éléments unicellulaires isolés, dont chacun se différencie en une spore. G = 1150.

Fig. 76-86. *Cœlosporidium chydoricola* Mes. et March.

Fig. 76 *a-b*. Stade à 1 noyau ; *b* différenciation des gouttelettes graisseuses. G = 1150.

Fig. 77. Division des noyaux. Il y a une gouttelette graisseuse.

Fig. 78. Stade à 2 noyaux. G = 1150.

Fig. 79. Stade à 4 noyaux (et 2 gros globules graisseux). G = 1150.

Fig. 80. Stade à 8 noyaux (plusieurs globules graisseux). G = 1150.

Fig. 81-82. Stades plus avancés. G = 1150.

Fig. 83. Stade très avancé avec noyaux très nombreux. Globules graisseux répartis suivant l'axe (coupe longitudinale). G = 1150.

Fig. 84. Coupe transversale d'un stade analogue. G = 1150.

Fig. 85. Stade dépourvu de globules graisseux (Schizogonie).

Fig. 86. Stade où se différencient des sporozoïtes au sein de la masse protoplasmique commune. G = 1150.

Fig. 87-99. *Bertramia capitellæ* C. et M.

Fig. 87 *a-b*. Stade à 2 noyaux. G = 1150.

Fig. 88. Stade à 4 noyaux. G = 1150.

Fig. 89. Stade à 8 noyaux. G = 1150.

Fig. 90. Stades plus avancés. G = 1150.

Fig. 91 *a-c* Divers aspects de karyokinèse. G = 1150.

Fig. 92-94. Divers stades à noyaux plus petits. G = 1150.

Fig. 95-97. Différenciation des spores. G = 1150.

Fig. 98. Spores isolées. G = 1150.

Fig. 99. Spores phagocytées par la Capitelle. D'après des coupes : coloration safranine-picro-indigocarmin ou hématoxyline ferrique.

Fig. 100-104. *Bertramia asperospora* Fritsch.

Fig. 100. Un kyste renfermant les spores différenciées. G = 1150.

Fig. 101. Stade à 2 noyaux. G = 1150.

Fig. 102. Stade à 4 noyaux. G = 1150.

Fig. 103-105. Stades plus avancés. G = 1150.

D'après des coupes de matériaux fournis par le Dr O. Zacharias. Coloration : hématoxyline ferrique.

PLANCHE XIII.

Fig. 106-116. *Ichthyosporidium gasterophilum*, C. et M.

Fig. 106 *a-e*. Divers états. G = 550.

Fig. 107. Stade à 2 noyaux. G = 1150.

Fig. 108. Stade à 4 noyaux. G = 1150.

Fig. 109. Stade à 8 noyaux. G = 1150.

Fig. 110-113. Divers stades avancés, montrant la division des noyaux. G = 1150.

Fig. 114. Stade sphérique avec membrane d'enveloppe. G = 1150.

Fig. 115. Stade sphérique montrant le début probable de la différenciation des sporozoïtes. G = 1600.

Fig. 116. Groupes de petits éléments à noyaux très chromophiles trouvés dans des frottis d'estomac de Motelles parasitées et appartenant peut-être au cycle évolutif des *Ichthyosporidium*. G = 1150.

Fig. 117-124. *Ichthyosporidium phymogenes* C. et M.

Fig. 117. Coupe d'un nodule jeune de la tumeur et cellules conjonctives avoisinantes: Le parasite est à des états uni- ou binucléaires. G = 1150.

Fig. 118. Stade intracellulaire du parasite dans un nodule de même âge que celui de la figure 117. G = 1150.

Fig. 119. Fin de la division nucléaire d'un stade binucléé du parasite. Persistance d'une aire claire autour des noyaux en division. G = 1150.

Fig. 120-121. Stades avancés plurinucléés du parasite. G = 1150.

Fig. 122. Un nodule avancé, montrant à la périphérie une couche de noyaux appartenant à l'hôte, dont beaucoup hypertrophiés ; vers le centre, dans une masse homogène, un certain nombre de parasites. G = 1150.

Fig. 123. Un nodule assez volumineux renfermant, outre les états précédents, les parasites, sous forme de masses sphériques *a* et *b*, à enveloppe différenciée et composées d'éléments uni- bi- ou quadrinucléés (Sporulation?

A la périphérie du nodule, importante couche de noyaux de l'hôte. G = 250.

Fig. 124. Coupe de l'un des stades de sporulation (?) du parasite. G = 1150.

D'après des coupes de matériaux communiqués par MM. Fabre Domergue et A. Pettit. Fixation : liquide de Zenker. Coloration : hématoxyline ferrique.

Fig. 125. Formations parasitaires de la cavité générale de *Ptychodera minuta*. G = 550.

TABLE DES MATIÈRES

I. — Historique 102
II. — Liste des especes 106
III. — Famille des Haplosporidiidæ 108
1. *Haplosporidium heterocirri* 108
2. *H. scolopli* 111
3. *H. marchouxi* 114
4. *H. potamillæ* 117
5. *H. vejdovskii* 118
6. *Urosporidium fuliginosum* 122
Observations générales sur les genres *Haplosporidium* et *Urosporidium* 125
IV. — Famille des Bertramiidæ 130
7. *Bertramia capitellae* 131
8. *B. asperospora* 132
9. *Ichthyosporidium gasterophilum* 137
10. *I. phymogenes* 139
V. — Famille des Cœlosporidiidæ 142
11. *Cœlosporidium chydoricola* 142
12. *Polycaryum branchipodianum* 146
13. *P. lœve* 147
Affinités des genres *Cœlosporidium* et *Polycaryum* 149
14. *Blastulidium pædophthorum* 151
VI. — Formes à affinités douteuses et qui devraient peut-être être rangées dans les Haplosporidies 155
VII. — Formes ayant certaines affinités avec les Haplosporidies 164
VIII. — Le groupe des Haplosporidies. — Ses affinités 168
Index Bibliographique 174
Explication des Planches 177

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome IV, p. 183-198, pl. XIV
Décembre 1905

ÉTUDE PHYSIOLOGIQUE
SUR LES
PHYLLOPODES BRANCHIOPODES.
PHAGOCYTOSE & EXCRÉTION.

PAR

L. BRUNTZ,
Chargé de Cours à l'École supérieure de Pharmacie de Nancy.

L'anatomie générale des Phyllopodes est bien connue non seulement grâce aux anciens travaux[1] de Zaddach (1841), Leydig (1851), Claus (1873), Spangenberg (1875), mais surtout par le mémoire plus récent et classique de Claus (1886).

Au contraire les mémoires concernant la physiologie de ces Entomostracés sont peu nombreux. Ils se réduisent à trois : le premier en date est de Kowalevsky (1889). Cet auteur étudie l'excrétion et rapporte que Metschnikoff et lui-même ont constaté le rôle éliminateur du saccule des reins maxillaires (glandes du test) car les saccules se colorent en rouge chez des *Branchipes* nourris à l'aide de poudres de carmin ou de tournesol. Kowalevsky reconnaît de plus

[1] Je ne cite ici que les principaux mémoires ayant trait à l'organisation des Branchipodidées. La bibliographie détaillée des mémoires parus jusqu'en 1886 sur l'anatomie et la biologie des Phyllopodes se trouve dans : Arbeiten aus dem Zoolog. Inst. der Univ. Wien. Bd. VI. — Claus.

qu'en injectant une solution de carmin d'indigo dans la cavité générale de gros *Branchipes*, ce colorant s'élimine par l'épithélium des labyrinthes des reins maxillaires.

Le même auteur (**1894**) mentionne d'une façon succincte le groupe des Phyllopodes, dans une étude générale sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. Il remarque « particulièrement chez *Limnadia* à la base des pieds abdominaux, des glandes qui absorbent les grains du noir de la Seiche et même l'encre de Chine. La disposition de ces glandes est très régulière. »

Enfin moi-même récemment [Bruntz (**1903**)], dans une étude concernant l'excrétion chez les Arthropodes, j'ai montré à l'aide de la précieuse méthode des injections physiologiques que, chez les Cladocères (*Simocephalus vetulus*, Müll), l'excrétion s'effectuait par des reins antennaires réduits à un saccule, et par des reins maxillaires normalement constitués chacun par un saccule et un labyrinthe. Chez les Branchiopodes, complétant les travaux de Kowalevsky, en étudiant une autre espèce (*Artemia salina*, Leach), j'ai constaté que cette forme présentait trois sortes d'organes d'excrétion différents. Ce sont des reins antennaires et maxillaires comparables en tous points aux reins correspondants des Cladocères. De plus il existe chez l'*Artemia* des néphrocytes à carminate, lesquels constituent des reins clos analogues à ceux que l'on rencontre dans les divers groupes d'Arthropodes.

J'ai décrit la disposition de ces cellules excrétrices non encore signalées, et je terminais en faisant remarquer combien ces cellules présentent d'analogie dans leur structure comme dans leur disposition avec les néphrocytes péricardiaux des Amphipodes normaux. Les néphrocytes des *Gammarus* par exemple éliminent en même temps que les colorants en solution (carminate d'ammoniaque) les poudres fines (encre de Chine) tenues en suspension dans un liquide, lorsque ces divers réactifs ont été injectés dans la cavité générale.

Afin d'homologuer les néphrocytes des Phyllopodes et des Amphi-

podes, j'avais injecté à quelques individus d'*Artemia* de l'encre de Chine liquide. Les résultats ne furent pas concluants, mais aujourd'hui je suis en mesure, premièrement de compléter ce que nous savons concernant l'excrétion chez les Phyllopodes, et secondement de faire connaître par quels intermédiaires la phagocytose s'exerce chez les *Branchipes*.

TECHNIQUE.

Mes expériences ont été effectuées avec une grosse espèce de Branchipodidées : *Chirocephalus diaphanus*, B. Prévost, dont une grande quantité d'individus femelles est apparue au printemps dans une petite mare des environs de Nancy.

Malgré la difficulté qu'on éprouve à faire vivre ces Crustacés dans un aquarium, j'ai pu en garder quelques-uns pendant plus d'un mois et, bien que très fragiles, réussir avec eux un grand nombre d'injections physiologiques dont les résultats ont été toujours très constants.

Je n'ai que peu de choses à dire concernant la technique à laquelle je dois les résultats nouveaux qui font l'objet de ce mémoire.

Les injections des solutions de matières colorantes (carminate d'ammoniaque, couleurs d'aniline et autres) parfaitement filtrées, les injections d'encre de Chine, le mélange des premières avec l'encre, s'effectuent par un procédé très simple, à l'aide d'un petit tube de verre très effilé à l'une de ses extrémités, la pointe étant assez courte pour être suffisamment rigide. En plongeant la pointe de ce tube dans le liquide réactif, ce dernier monte par capillarité.

Je pique alors cette petite canule de verre dans les téguments

[1] La détermination de cette espèce a été effectuée à l'aide du mémoire de M. Simon (1886), et postérieurement par cet auteur, à qui j'adresse ici mes vifs remerciements. Cependant il est à remarquer que la description de cette espèce ne concorde pas absolument avec celle donnée par : « The natural history of the british Entomostraca. London, 1850. »

dorsaux thoraciques, de telle sorte que l'extrémité effilée tombe dans le sinus péricardique. La seule précaution à prendre est d'introduire le tube de verre latéralement, pour ne pas léser le tube dorsal ni la chaîne nerveuse, et peu profondément pour ne pas atteindre le tube digestif et couper le moins de muscles possible.

L'injection proprement dite s'effectue en poussant le liquide avec l'air de la cavité buccale.

La circulation étant très active, les animaux se colorent rapidement d'une manière uniforme; l'élimination des produits anormaux ainsi mêlés au sang s'effectue dans un temps très court, par exemple dix à quinze minutes pour le carmin d'indigo, une demi-heure pour l'encre de Chine, une heure pour les couleurs d'aniline, mais pour le carminate d'ammoniaque l'élimination est plus longue et n'est complète qu'après plusieurs heures.

L'étude des préparations peut se faire sur des animaux vivants et entiers grâce à la transparence parfaite du corps de ces Crustacés, ainsi que sur du matériel coupé après des fixations permettant de retrouver sur des préparations histologiques les colorants utilisés.

I. — PHAGOCYTOSE.

Les organes phagocytaires se mettent facilement en évidence à l'aide d'injections de fines substances insolubles tenues en suspension dans un liquide. Le réactif le plus facile à manier est l'encre de Chine liquide, c'est elle que j'emploie de préférence. Après injection d'une petite quantité de cette encre dans la cavité générale, on constate que l'animal devient rapidement gris foncé, l'encre étant entraînée par une circulation active. L'encre n'étant pas toxique est bien supportée et les animaux peuvent vivre plusieurs jours après avoir ainsi été injectés.

Peu de temps après l'injection on remarque très bien que les Branchipes tendent à se décolorer et à la loupe on s'aperçoit que les particules solides d'encre s'accumulent en certains endroits du corps bien déterminés.

C'est ainsi que sur des animaux où l'injection est parfaitement réussie (fig. 1) on retrouve l'encre accumulée dans la région dorsale de la tête, de l'abdomen, dans la région latéro-dorsale du thorax et dans les pattes branchiales. Toutes ces régions apparaissent ainsi en noir gris.

Accessoirement on rencontre des plages d'un noir plus vif (non représentées sur la figure) constituées par des embolies globulaires et dont la grande variabilité dans la répartition, ainsi que leur couleur franchement noire, permettent toujours de différencier.

La phagocytose chez les Branchipes s'exerce donc par l'intermédiaire de deux sortes d'éléments, comme nous allons le voir avec plus de détails. Ce sont :

1) *Les jeunes globules sanguins* (*Microphages*).

2) *De grosses cellules phagocytaires et excrétrices* (*Macrophages*).

I. — Globules sanguins.

Plusieurs auteurs ont étudié le sang des Phyllopodes-Branchiopodes (Voir le mémoire détaillé de M. Cuénot, 1891.).

Claus décrit les globules sanguins comme de petites cellules douées de mouvements amiboïdes, bourrées de granules réfringents dissimulant le noyau. Il signale de la graisse dans les globules sanguins d'une espèce et Spangenberg rapporte le même fait.

On ne connaît rien sur l'histoire de l'évolution de ces globules, évolution que du reste je n'ai pas non plus entrepris d'étudier.

Le sang de *Chirocephalus diaphanus* est un liquide fluide très légèrement coloré en bleu indigo et se coagulant très lentement à l'air. Il est peu chargé en matière albuminoïde à tel point que pour en étudier les éléments figurés, on ne peut employer la méthode classique de fixation sur lame à l'aide d'une solution aqueuse et saturée de sublimé. Par ce procédé ou d'autres analogues, les globules sanguins se détachent toujours et glissent à la surface du liquide fixateur. J'ai tourné la difficulté en utilisant l'élégante méthode

du collodionnage des cellules de Regaud, laquelle m'a donné les meilleurs résultats.

Sur des préparations toujours fixées au sublimé et diversement colorées (fig. 7, *a*, *b*), j'ai constaté que les globules sanguins se présentent avec des tailles diverses et on en reconnaît très facilement des petits et des gros avec toute une série d'intermédiaires.

Les globules fixés ont leurs pseudopodes rétractés et se présentent sous une forme quelconque plus ou moins régulièrement sphérique ou ovoïde. Les plus petits mesurent, suivant leur plus grand diamètre, de 5 à 8 μ, les plus gros, de 13 à 15 μ. Le corps cellulaire est limité par une fine membrane, le cytoplasme est dense chez les plus petits globules, qui représentent des formes jeunes, et contient quelquefois une ou plusieurs vacuoles (fig. 7, *v*) ainsi que des granulations dont le nombre est d'autant plus considérable que les globules sont plus gros et par conséquent plus âgés. Ces granulations sont éosinophiles. Les globules sanguins sont munis d'un noyau sphérique ou ovoïde quelquefois déprimé d'un côté, ou même courbé en fer à cheval plus ou moins fermé. Ils possèdent une membrane bien nette et un réseau chromatique où la chromatine est représentée par des granulations se colorant très vivement. Il n'existe pas de nucléole. Nous ne savons rien sur l'origine des globules sanguins des Phyllopodes et je suis peut-être en mesure d'apporter une faible contribution à l'étude de leur multiplication.

J'ai remarqué, sur mes préparations (fig. 8, *a*, *b*, *c*), des globules sanguins d'assez grande taille, dont le noyau est devenu plus gros, et qui présentent tous les stades de la division amitotique depuis l'étranglement du noyau jusqu'à la séparation des deux noyaux fils (fig. 8, *a* et *b*).

De telles figures sont assez fréquentes dans mes préparations et cependant je n'ai rencontré qu'une seule fois la séparation de la masse du cytoplasme (dessinée d'ailleurs), fait dû probablement à ce que ce dernier stade (fig. 8, *c*) de la division directe s'effectue rapi-

dement, à moins qu'il ne faille incriminer une rétraction inévitable due à la fixation.

Je n'ai pas rencontré de mitoses dans mes préparations et des coupes sériées ne m'ont pas non plus révélé la présence d'un organe globuligène. Je suis donc conduit à penser que les globules sanguins se reproduisent par division directe, j'ajoute cependant que ce n'est peut-être pas là le seul mode de multiplication des globules.

Après injection d'encre de Chine, les particules solides de cette dernière se retrouvent surtout dans les plus petits globules sanguins lesquels apparaissent (fig. 7, *a* et *b*; fig. 3, *g*) avec un cytoplasme renfermant un ou quelques petits amas de cette substance très vivement colorée en noir. Les globules sanguins phagocytaires se retrouvent sur les préparations histologiques accumulées en nombre plus ou moins considérable dans les parties les plus variables du corps sur le trajet des courants sanguins où ils forment de véritables embolies.

II. — Cellules phagocytaires.

Les grosses cellules fixes et phagocytaires (macrophages) ne peuvent être confondues avec les globules sanguins, car leur taille est beaucoup plus grande, leur aspect n'est pas analogue et leur physiologie diffère.

Les cellules phagocytaires (fig. 6, *a*, *b*, *c*) sont de grandes cellules ovoïdes ou sphériques, quelquefois étirées en pointe à l'une ou à leurs deux extrémités, se prolongeant ainsi avec les fibrilles qui les soutiennent. Leur taille mesurée suivant leur plus grand diamètre est en moyenne de 30 μ, mais il en existe qui atteignent une taille de 42 μ.

Vivantes ces cellules se montrent plus ou moins chargées mais quelquefois complètement bourrées de boules réfringentes qui peuvent dissimuler le noyau. On y trouve aussi quelques granulations. La membrane cellulaire est plus épaisse que celle des globules sanguins. Le cytoplasme est généralement réduit à quelques brides

limitant des vacuoles de tailles variables lesquelles renferment les boules visibles dans des cellules non fixées. Chaque cellule ne possède qu'un seul noyau, caractère à noter, car les néphrocytes à carminate de nombreuses espèces sont polynucléés. Le noyau est sphérique d'environ 7 μ de diamètre, il possède une épaisse membrane et dans son intérieur la chromatine est uniformément répandue en très fines granulations et généralement, de plus, en une ou quelques grosses masses simulant des nucléoles. Après injection de carminate d'ammoniaque, les boules intracytoplasmiques dont j'ai parlé plus haut, se retrouvent sur le vivant et sur les préparations histologiques magnifiquement colorées (fig. 6, *b*) en rose clair. Après injection d'encre de Chine, les particules solides de cette dernière se retrouvent attachées sur les brides du cytoplasme ; ces dernières délimitent des vacuoles contenant les boules d'excrétion lesquelles par suite de la fixation ont disparu. Ce fait contribue à donner un aspect spécial aux grosses cellules phagocytaires (fig. 3, N_4 et fig. 6, *c*). Enfin après injection d'un mélange de carminate d'ammoniaque et d'encre de Chine, on retrouve ces deux réactifs fixés comme le montre la figure 6, le carminate, sur les boules, l'encre, sur les brides de cytoplasme. Ces cellules sont donc physiologiquement comparables aux néphrocytes péricardiaux des Amphipodes normaux. Des injections de tournesol dissous ne m'ont donné aucun résultat car les animaux injectés avec ce produit ne tardent pas à succomber. Je regrette aussi, faute de matériel, de n'avoir pu constater le pouvoir phagocytaire des cellules en question vis-à-vis des bactéries.

Dans une courte note (Bruntz, **1905**) j'ai déjà donné succinctement une description de la répartition de ces cellules phagocytaires et excrétrices.

On rencontre ces cellules dans tout le corps, spécialement comme je le disais plus haut, dans les régions dorsales de la tête et de l'abdomen, dans la région latéro-dorsale du thorax et dans les appendices de ce dernier. Les cellules phagocytaires sont plus nombreuses dans la tête et le thorax que dans l'abdomen, fait dont on peut facilement se

rendre compte à l'examen de la figure 1, laquelle indique précisément la répartition des néphrocytes phagocytaires chez un individu ayant parfaitement éliminé du carminate injecté.

On constate que dans la tête (fig. 1, N_1), il existe deux amas de cellules phagocytaires réunis à leur base sur la ligne médiane. Ils sont situés à la face postérieure de la tête et s'étendent aussi latéralement ; il est difficile d'attribuer des limites précises à ces amas, ils s'étendent en haut, au-dessus du pied d'insertion des pédoncules oculaires et descendent jusque dans la région des reins maxillaires. La masse principale de ces cellules est comprise (fig. 5, N_1) dans un espace laissé libre entre l'épithélium du corps et la face postérieure des cæcums du tube digestif. Ces cellules s'insinuent même entre les ramifications les plus postérieures des cæcums. Elles sont éparses ou réunies en chapelet, plus ou moins serrées, accolées à de fines fibrilles conjonctives privées de noyau. De cette masse principale de cellules phagocytaires se détachent des masses moins considérables s'étendant jusqu'à la base d'insertion des antennes où elles sont situées entre l'épiderme du corps et un paquet musculaire antennaire. De même, de la masse principale des cellules phagocytaires se détachent, vers la partie ventrale du corps, deux bras qui se réunissent sous le tube digestif en formant un anneau complet dans la région antérieure de ce dernier. Enfin il existe un petit nombre de cellules dans la région des reins maxillaires, elles sont accolées à la face interne de cette glande sur les filaments conjonctifs qui relient la glande aux téguments ou entre l'épiderme et la glande. Il n'en existe jamais entre le saccule et le labyrinthe, pas plus qu'entre les circonvolutions du labyrinthe.

Dans le thorax (fig. 1, N_2), les cellules phagocytaires sont d'abord situées aux environs du cœur dans le sinus péricardique. Sur presque toutes les coupes transversales, on en rencontre quelques-unes (de deux à six) localisées à la base du cœur au-dessus du tube digestif, de chaque côté de la ligne médiane dans l'angle formé par le tube dorsal et l'intestin. Elles sont attachées soit au tube digestif, soit au

cœur ou encore portées sur de fines fibrilles qui relient ce dernier organe aux muscles voisins ou aux téguments. Claus n'a pas représenté ces cellules sur une coupe transversale, cependant il a dessiné (planche III, figure 10) le cœur coupé en long et il a représenté, sur les fibrilles conjonctives de suspension, des cellules qu'il ne mentionne même pas.

De plus, dans le thorax, il existe dans chaque anneau, des amas de cellules phagocytaires (fig. 1, N_3), lesquelles se trouvent sur le trajet suivi par le sang lorsque ce dernier revenant des branchies se rend dans le sinus péricardique.

Le sang suit ainsi un passage délimité extérieurement par les téguments, intérieurement par les faisceaux musculaires prenant leurs insertions supérieures sur les téguments dorsaux, et d'un autre côté, allant s'insérer sur les pattes branchiales.

Dans l'espace ainsi délimité, on rencontre des cellules phagocytaires attachées directement sous les téguments, sur les muscles ou portés encore sur un réseau conjonctif obstruant en partie le cours du sang.

Schneider (1902) a aperçu ces cellules qu'il nomme « lymphoïdzellen » et qu'il décrit comme de grandes cellules de forme variable avec un cytoplasme contenant des granulations colorables et peu de graisse, et munies chacune d'un gros noyau possédant un ou deux nucléoles. Schneider a du reste bien exactement figuré trois de ces « lymphoïdzellen » (fig. 410, page 458 de son ouvrage), disposées le long d'un faisceau musculaire. Il les différencie des globules sanguins (lymphzellen).

Dans l'abdomen, les cellules phagocytaires sont plus rares, et elles sont encore plus abondantes dans la région antérieure que dans la région postérieure. Entre le tube dorsal et l'intestin est couché le septum péricardial, lequel s'étend transversalement, allant s'insérer de chaque côté du corps sous les téguments. Latéralement ce septum est situé au-dessous des muscles dorsaux, au-dessus de l'ovaire. Quelques fines fibrilles conjonctives relient le cœur, l'ovaire et les

muscles avoisinant ce septum. C'est sur ce septum et sur ces fibrilles, que sur des coupes transversales, je retrouve quelques cellules phagocytaires. Claus a dessiné ce septum (planche III, figure 8), chez *Artemia* et il le représente complètement recouvert de cellules. Enfin quelques cellules phagocytaires se retrouvent à la face ventrale du premier anneau abdominal (fig. 1), où elles semblent placées sur le passage du sang se rendant dans la poche ovigère.

Les cellules phagocytaires sont abondantes et semblablement disposées dans chaque paire de pattes branchiales. Il n'en existe que dans l'endopodite[1] et dans l'appendice ou vésicule respiratoire ; le sympodite et l'exopodite en sont dépourvus comme on peut le voir par transparence (fig. 2, N_4).

Dans l'endopodite, les cellules phagocytaires sont disséminées dans la région médiane de cette pièce et sont comprises dans l'angle aigu formé par deux faisceaux musculaires destinés à faire mouvoir cette partie des appendices.

Dans la vésicule respiratoire, ces néphrocytes phagocytaires sont alignés plus ou moins régulièrement, formant une rangée médiane dirigée suivant l'axe de cette pièce. Sur des préparations histologiques, j'ai constaté que les cellules phagocytaires sont toujours portées sur des fibrilles, lesquelles sont des prolongements internes (probablement des fibrilles de soutien) des cellules cuticulaires (fig. 3, N_4). Ces fibrilles laissent entre elles un réseau dans lequel le sang circule et où s'effectue l'hématose. On y retrouve fort souvent des globules sanguins.

Sur une coupe transversale de la vésicule respiratoire (fig. 4, *vr*), on retrouve un seul faisceau fibrillaire traversant sa lumière ; c'est sur ce faisceau que se trouvent attachées les cellules phagocytaires.

En résumé les cellules phagocytaires, éléments de défense sont abondamment répandues dans le corps et dans les pattes branchiales,

[1] Dénominations de Perrier, *Traite de Zoologie*.

elles se trouvent toujours sur le trajet des courants sanguins. Le sang chassé du cœur en avant tombe dans les grandes lacunes antérieures baignant les phagocytes (N_1) de la région dorsale de la tête. Le sang irrigue ensuite les appendices de la tête, passe à la face ventrale du corps et se répand dans les branchies où il rencontre encore des phagocytes (N_4), puis il est ramené vers le sinus péricardial en suivant encore un trajet où sont accumulés de nouveaux phagocytes (N_3). Avant de rentrer dans le cœur le sang rencontre en dernier lieu les phagocytes péricardiaux, thoraciques et abdominaux (N_2 et N_5). Ces éléments phagocytaires et excréteurs sont donc constamment baignés et lavés par les courants sanguins qui s'épurent à leur contact.

II. — EXCRÉTION.

L'historique de nos connaissances sur cette importante fonction est placé en tête de ce mémoire. Des travaux de Kowalevsky, Metschnikoff et des miens, il résulte que chez les *Phyllopodes* on reconnaît comme organes d'excrétion :

1° *Des reins antennaires rudimentaires.*

2° *Des reins maxillaires.*

3° *Des néphrocytes à carminate.*

J'ai recherché chez le *Chirocephalus* quels étaient les organes qui concouraient à l'excrétion et cela en suivant les indications contenues dans le mémoire de M. Cuénot (1900) sur l'excrétion chez les Mollusques, c'est-à-dire en utilisant en injection un plus grand nombre de substances colorantes que les auteurs déjà cités ne l'avaient fait jusqu'alors.

Et j'ai ainsi constaté que, dans l'espèce étudiée, les reins antennaires rudimentaires, si apparents chez les *Artemia* et *Simocephalus* après une injection de carminate ou des expériences de nourritures, font ici complètement défaut.

J'ai expérimenté en donnant à des *Chirocephalus* de la poudre de carmin comme nourriture, les saccules des reins maxillaires se colo-

raient seuls en rouge, alors que des Daphnies placées comme témoins dans le même aquarium montraient une active élimination du carmin par les reins antennaires et maxillaires, lesquels de ce fait se coloraient en rouge. Dans ces expériences de nourriture à l'aide de poudres colorées, les néphrocytes phagocytaires ne se colorent pas. Il est facile d'expliquer cette particularité en remarquant que les reins suffisent à éliminer la faible quantité de carmin assimilé. Les néphrocytes ne fonctionnent que lorsque l'organisme se trouve tout à coup en présence d'une grande quantité d'un produit nuisible ou inutile à l'individu.

Des injections variées m'ont permis de reconnaître que, chez le *Chirocephalus,* l'excrétion s'effectue par l'intermédiaire de trois sortes d'organes. Ce sont :

1° *Les reins maxillaires.*

2° *Des nephrocytes à carminate.*

3° *Les cæcums antérieurs du tube digestif.*

I. — REINS MAXILLAIRES.

Je n'ai pas de remarques spéciales à formuler au sujet de ces organes d'excrétion dont l'anatomie et la physiologie sont connues. J'ai de nouveau constaté que le saccule éliminait le carminate d'ammoniaque et le labyrinthe, le carmin d'indigo.

II. — NÉPHROCYTES A CARMINATE.

Ces cellules excrétrices ne sont autres que les grosses cellules phagocytaires déjà décrites plus haut et dont la répartition dans le corps et dans les branchies nous est déjà connue ; à mentionner cependant que ces cellules n'éliminèrent pas les couleurs d'aniline injectées dans la cavité générale, fait qui les différencie d'autres néphrocytes connus chez les Arthropodes.

III. — CÆCUMS ANTÉRIEURS DU TUBE DIGESTIF.

Après injection dans la cavité générale de solutions aqueuses et étendues de certaines couleurs non toxiques, comme la fuchsine acide,

l'echtroth par exemple, j'ai constaté que ces matières colorantes s'éliminaient rapidement d'abord par les reins, mais aussi par les cæcums antérieurs du tube digestif. Ces derniers se colorent de plus en plus et finalement le liquide réactif, après avoir rempli la lumière des cæcums, s'écoule dans l'intestin, et le colore aussi sur une longueur plus ou moins grande. Le liquide coloré ainsi éliminé repousse au fur et à mesure les substances alimentaires contenues dans le tube digestif. Les cæcums n'éliminent pas le carmin d'indigo. J'ai obtenu ainsi à l'aide d'injections, des préparations d'excrétion très démonstratives qui ne me laissent aucun doute sur le rôle éliminateur des cæcums ; leur physiologie se rapproche par conséquent de celle du foie des Crustacés, ce fait justifie donc en partie le nom de cæcums hépathiques ou de foie donné par certains auteurs aux cæcums antérieurs du tube digestif.

Laboratoire d'Histoire naturelle, le 16 juillet 1905.

AUTEURS CITÉS.

1841. Zaddach. De Apodis cancriformis, Sch. Anatome et historia evolutionis. (*Dissertatio. Bonnæ*).

1851. Leidig. Ueber Artemia salina und Branchipus stagnalis. Beitrag zur anatomischen Kenntniss dieser Thiere. (*Zeitschrift für Wissensch. Zoologie*, Bd. III, p. 280).

1873. Claus. Zur Kenntniss des Baues und der Entwickelung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. (*Göttingen*).

1875. Spangenberg. Zur Kenntniss von Branchipus stagnalis. (*Zeitschrift für Wissench. Zoologie*, Bd. XXV. Supplement band. p. 1.

1886. Claus. Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung von Branchipus und Artemia. etc. (*Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universität Wien*. T. VI, p. 267).

1886. Simon. Etude sur les Crustacés du sous-ordre des Phyllopodes. (*Ann. Soc. Ent. France*, T. VI, p. 393).

1889. Kowalevsky. Beitrag zur Kentniss der Excretionsorgane. (*Biol. cent.* Bd. IX, p. 33).

1891. Cuénot. Etude sur le sang et les glandes lymphatiques. (*Archives de Zool. expér.*, T. IX, p. 87).

1894. Kowalevsky. Etude expérimentale sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. (*Bull. Acad. Sc. Saint-Pétersbourg*, T. XIII, liv. 3, p. 106).

1902. Schneider. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Thiere. (Iena).

1903. Bruntz. Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. (*Thèse de la Faculté des Sciences*, Nancy, p. 233).

1904. Regaud. Le collodionnage des cellules. (*Zeitschrift f. Wiss. mikroskopie*, Bd. XXI. Heft I, p. 10).

1905. Bruntz. Sur l'existence de cellules phagocytaires chez les Phyllopodes-Branchiopodes. (*Bull. de la Réunion Biologique de Nancy*, juillet).

EXPLICATION DE LA PLANCHE.

PLANCHE XIV.

Fig. 1. *Chirocephalus diaphanus*, Prévost. — Individu femelle vu du côté gauche. Après injection de carminate d'ammoniaque dans la cavité générale, les néphrocytes phagocytaires N (macrophages) ont éliminé ce réactif; de ce fait ils se sont colorés en rouge ainsi que le saccule S du rein maxillaire. Cette figure montre par transparence la répartition des néphrocytes dans les diverses parties du corps. Gr.: 11. *c*, cæcums antérieurs du tube digestif; L, labyrinthe du rein; N_1, néphrocytes de la tête; N_2, néphrocytes péricardiaux; N_3, néphrocytes thoraciques; N_4, néphrocytes branchiaux; N_5, néphrocytes abdominaux; *pb*, pattes branchiales; S, saccule du rein.

Fig. 2. Patte branchiale de la 5e paire (côté gauche) de l'espèce ci-dessus dénommée. Montre la répartition des grosses cellules phagocytaires et excrétrices N_4 dans l'endopodite et dans l'appendice respiratoire (dénominations de Perrier). Les soies sont en nombre restreint afin de laisser plus de clarté à cette figure demi-schématique. Gr.: 26. *en*, endopodite; *ex*, exopodite; *m*, faisceau musculaire; N_4, néphrocytes branchiaux; *sy*, sympodite; *vr*, vésicule respiratoire.

Fig. 3. Coupe transversale à travers l'endopodite de la patte branchiale, destinée à montrer les néphrocytes phagocytaires N_4 après capture des particules solides d'encre de Chine injectée. Ces cellules sont portées sur des fibrilles *f* sans noyau propre, délimitant des lacunes sanguines *l* dans lesquelles on retrouve des globules sanguins phagocytaires *gl* isolés ou groupés (embolie). *e*, particules solides d'encre portées sur des brides de cytoplasme délimitant ainsi les vacuoles qui renferment les boules d'excrétion; *ep*, épiderme cuticulaire; *m*, faisceau musculaire coupé transversalement; *n*, noyau d'un néphrocyte. Gr.: 290.

Fig. 4. Coupe transversale au milieu du thorax, destinée à montrer la répartition des néphrocytes phagocytaires N_2, N_4 (colorés en noir après injection d'encre de Chine) au milieu du corps et dans les lames branchiales. Gr.: 36. *c*, cœur; *cg*, cellules glandulaires; *en*, endopodite; *ep*, épiderme cuticulaire; *ex*, exopodite; *l*, lacunes sanguines; m^1 et m^2, muscles coupés longitudinalement et transversalement; N_2 et N_4, néphrocytes péricardiaux et branchiaux; *td*, tube digestif; *vr*, vésicule respiratoire.

Fig. 5. Coupe transversale de la tête passant au niveau de la base des pédoncules oculaires. Cette figure indique la répartition des phagocytes excréteurs dans

cette région du corps. Gr.: 39. *an*, antenne ; *c*, cæcums du tube digestif ; *cg*, cellules glandulaires ; *ep*, épiderme cuticulaire ; *gl*, globules sanguins *l*, lacune sanguine ; N_1 , néphrocytes céphaliques ; *œ*, œil ; *td*, tube digestif.

Fig. 6. Grosses cellules phagocytaires et excrétrices dessinées sur le vivant, vues par transparence à travers les branchies ; *a*, cellule à un état normal ; *b* et *c*, cellules ayant éliminé *b*) du carminate d'ammoniaque seul, *c*) du carminate d'ammoniaque et de l'encre de Chine. A remarquer les boules d'excrétion colorées en rose et l'encre déposée sous forme de fines granulations autour de ces boules. De l'encre de Chine est encore accolée à la membrane cellulaire Gr. 760. *b*. boule d'excrétion ; *e*, encre de Chine ; *g*, granulations ; *n*, noyau cellulaire.

Fig. 7. Globules sanguins. *a*, deux jeunes globules sanguins phagocytaires montrant la forme des noyaux et les particules d'encre de Chine phagocytées ; Gr. : 760 ; *b*, globule sanguin adulte montrant les granulations portées sur des brides de cytoplasme vacuolaire. Gr. : 760. ; *c*, globule sanguin vivant montrant les granulations et les pseudopodes. Gr. : 530 ; *e*. encre de Chine ; *g*, granulations ; *n*, noyau cellulaire ; *v*, vacuole.

Fig. 8. Trois stades de multiplication des globules sanguins par amitos ; *en*, noyau, Gr. : 760.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome IV, p. 199-484, pl. XV-XVI
Janvier 1906

RECHERCHES SUR LE SYSTÈME URO-GÉNITAL DES ELASMOBRANCHES

PAR

I. BORCEA

INTRODUCTION

Il peut paraître inutile de traiter encore la question du système uro-génital des Elasmobranches. Semper (1875) rapporte que Hyrtl s'est vu obligé de restreindre ses recherches au rein des Poissons osseux, parce que depuis I. Müller, il ne restait plus rien à ajouter à l'anatomie des organes génito-urinaires des Poissons cartilagineux. Et combien pourtant depuis Semper a-t-on encore écrit sur cette question, sans que l'accord définitif ait pu se faire sur la morphologie du système uro-génital des Vertébrés. Aussi n'est-ce pas sans hésitation que j'ai fait porter mes recherches sur cette question déjà si fouillée et vers laquelle j'ai été attiré presque malgré moi.

Lorsque j'ai sollicité l'honneur d'être reçu dans ses laboratoires mon vénéré Maître M. le Professeur Yves Delage, m'a proposé d'entreprendre des études histologiques sur les Elasmobranches. Au cours de mes recherches, j'ai été amené à constater des différences

de structure et de sécrétion entre le rein supérieur et le rein inférieur chez les mâles adultes. Ces différences m'ont frappé et leur examen a été le point de départ du présent travail. Préoccupé en outre de la réalité de l'existence de communication entre la cavité générale et le rein, chez les Elasmobranches à entonnoirs segmentaires persistants, j'ai été amené à étudier le développement du rein. L'étude de la bibliographie du système uro-génital m'a révélé des divergences importantes chez les auteurs qui s'en sont occupés. La question se présentait dès lors assez vaste pour la reprendre et pour me restreindre à mon tour à l'étude du développement et de l'anatomie du système uro-génital des Elasmobranches.

J'ai puisé les matériaux de ce travail parmi les Elasmobranches si variés qu'on rencontre dans la région de Roscoff ; ils y sont représentés par de nombreux types que j'ai tenu à bien connaître, à la fois au point de vue systématique et au point de vue très important de l'âge et des différences sexuelles. Les observations que j'ai faites à ce sujet font l'objet de la première partie du travail.

J'expose l'état de la question du système uro-génital des Elasmobranches, avec des observations critiques, dans une deuxième partie.

Dans la troisième partie, j'expose mes observations sur le développement, sur l'anatomie et sur l'histologie du système.

Une comparaison entre le système uro-génital des Elasmobranches et celui des autres Vertébrés fait l'objet d'une quatrième partie.

Mes recherches ont été poursuivies au laboratoire de Zoologie de la Sorbonne et de Roscoff, où j'ai fait des séjours prolongés. C'est pour moi le plus agréable devoir de témoigner ma profonde reconnaissance et d'exprimer mes plus vifs remerciements à mes Maîtres : M. le professeur Yves Delage et M. le docteur Edgard Hérouard, pour l'accueil si bienveillant et si large que j'ai reçu dans leurs laboratoires et pour les conseils très précieux qu'ils m'ont prodigués dans maintes circonstances.

J'adresse tous mes vifs remerciements à M. le professeur G. Pruvot et à M. le docteur E. G. Racovitza, directeurs des *Archives de*

Zoologie expérimentale et générale, pour avoir bien voulu admettre mon travail dans les *Archives* et je leur exprime toute ma reconnaissance pour l'accueil que j'ai reçu dans leur laboratoire de Banyuls-sur-Mer.

Je garderai le meilleur souvenir à mes amis, camarades de laboratoire : Marcel A. Hérubel, Préparateur à la Faculté des Sciences, A. Krempf et Ed. Chatton, avec lesquels j'ai passé de si agréables moments et travaillé en un continu échange d'idées.

Je n'oublierai pas le concours dévoué du personnel des laboratoires de Zoologie de la Sorbonne et de Roscoff et particulièrement celui de M. Ch. Marty pour m'avoir aidé dans la récolte de mon matériel d'étude.

PREMIÈRE PARTIE

Aperçu de la faune des Elasmobranches à Roscoff

Je donne dans ce chapitre un aperçu de la faune des Elasmobranches de Roscoff. J'énumère les représentants des différentes familles de cette sous-classe de Poissons, en insistant sur les caractères les plus importants qui permettent de distinguer les espèces voisines et qui souvent, dans les traités spéciaux d'Ichtyologie, sont noyés dans une foule de caractères sans importance. J'ai complété quelques diagnoses en leur ajoutant quelques caractères résultant de mes observations. Je fais suivre les noms scientifiques des noms vulgaires locaux et des chiffres précisant la taille des adultes. Enfin je fais part de quelques observations sur la ponte, sur le fond qu'ils habitent et sur le mode de pêche.

J'expose d'abord la classification du groupe, dans les deux tableaux suivants, empruntés au cours d'Ichtyologie, professé au Museum d'Histoire Naturelle par M. le professeur L. Vaillant, pendant l'année 1903-1904.

TABLEAU I

Sous-classe	Ordres	Sous-ordres	Tribus
ELASMOBRANCHII	orifices branchiaux efférents, plusieurs: I. Plagiostomata	hypoptère, nulle..... I. Anhypopteri	orifices branchiaux efférents: 1) inférès : Hypotrematina; 2) latéraux : Pleurotrematina
		hypoptère, distincte; epiptère, unique II. Notidani	
		hypoptère, distincte; epiptère, double III. Euepipteri	
	orifices branchiaux efférents, un seul: II. Holocephala	.....	

TABLEAU II

	A. Duméril (1865)	L. Vaillant (1903-1904)	Hasse (1879)
		I. s. o. ***Anhypopteri***	
		1re trib. Hypotrematina	
2. s. o. Hypotremata	VIII. Cephalopteres	1. *Cephalopteridae*	Tectospondyli.
	VII. Myliobatides	2. *Myliobatidae*	
	VI. Trygons	3. *Trygonidae*	
	V. Raies	4. *Rajidæ*	
	IV. Torpediniens	5. *Torpedinidae*	
	III. Rhinobatides II. Rhamphobatides	6. *Rhinobatidae*	
	I. Pristides	7. *Pristidae*	
		2e trib. Pleurotrematina	
1. s. o. Pleurotremata	XVII. Squatiniens	8. *Rhinidae*	
	XVI. Pristiophores	9. *Pristiophoridae*	
	XV. Scymniens XIV. Spinaciens	10 *Spinacidae*	Cyclospondyli.
		II. s. o. ***Notidani***	
	XIII. Notidaniens	11. *Notidanidae*	Diplospondyli.
		III. s. o. ***Euepipteri***	
	XI. Hétérodontes	12. *Heterodontidae*	Asterospondyli.
	I. Scylliens	13. *Scyllidae*	
	XII. Rhinodontes	14. *Rhinodontidae*	
	X. Alopéciens VIII. Lamniens IX. Odontaspides	15. *Lamnidae*	
	VII. Mustéliens VI. Scyllodontes V. Galéens	16. *Mustelidae*	
	IV. Triœnodons III. Cestraciontes II. Carchariens	17. *Carcharidae*	

On ne trouve pas d'*Holocephales* à Roscoff.

Le sous-ordre : Pleurotremata ou Squales est représenté par les familles et les espèces suivantes :

Rhinidae : *Squatina angelus*, Riss.

Spinacidae : *Acanthias vulgaris*, Riss.

» *Echinorhinus spinosus*, Blainv.

Scyllidae : *Scyllium canicula*, Cuv.

» *Scyllium catulus*, Cuv.

Scyllidae : *Pristiurus melanostomus*, Bp.

Lamnidae : *Lamna cornubica*, Cuv.

» *Alopias vulpes*, Bp.

Mustelidae : *Galeus canis*, Rondel.

» *Mustelus vulgaris*, Müll. et Henle.

Carcharidae : *Carcharias glaucus*, Agass.

Le sous-ordre Hypotremata ou Raies est représenté par les familles et les espèces suivantes :

Myliobatidae : *Myliobatis aquila*, C. Duméf.

Trygonidae : *Trygon vulgaris*, Riss.

Torpedinidae : *Torpedo marmorata*, Riss.

Rajidae : *Raia clavata*, Rond.

» *Raia macrorhynchus*, Rafin.

» *Raia batis*, Linn.

» *Raia microcellata*, Montag.

» *Raia punctata*, Risso.

» *Raia asterias*, Rond.

» *Raia mosaïca*, Lacép.

» *Raia naevus*, Müll. et Henle.

Les espèces suivantes sont très communes : *Scyllium canicula*, *Scyllium catulus*, *Acanthias vulgaris*, *Galeus canis*, *Raia clavata*, *Raia punctata*, *Raia asterias*.

Les espèces suivantes sont assez communes ou rares : *Mustelus vulgaris*, *Squatina angelus*, *Carcharias glaucus*, *Raia batis*, *Raia mosaïca*, *Raia naevus*, *Torpedo marmorata*.

Les espèces suivantes sont excessivement rares : *Pristiurus melanostomus*, *Lamna cornubica*, *Alopias vulpes*, *Echinorhinus spinosus*, *Myliobatis aquila*, *Trygon vulgaris*.

Dans les descriptions suivantes, je n'ai tenu compte que des caractères utiles pour la distinction des espèces de Roscoff.

Squatina angelus, Riss. Ange. Taille des adultes 1,m.30 à 1,m.50 La tête et le corps sont déprimés et larges, le bord antérieur de la tête est arrondi, la bouche terminale, la nageoire anale nulle. Les

ovules arrivent à maturité en même temps et sont enveloppés d'une coque commune dans chacun des utérus. Cette coque est mince, fusiforme et très effilée à ses deux bouts. La portée est de 20-22 petits. Ceux-ci quittent l'utérus au mois de mai ou juin, avec une taille de 23-27 cm. Cette espèce devient plus abondante sur la côte à la fin de l'automne, de sorte que les pêcheurs disent qu'elle arrive avec le mauvais temps.

Acanthias vulgaris, Riss. Chien de mer. Taille des mâles adultes : 0,m.63 à 0,m.80; taille des femelles adultes : 0,m.72 à 1,m.03. Pas de nageoire anale (hypoptère) ; un aiguillon au-devant de chaque dorsale ; sur les deux mâchoires, des dents à bord libre tranchant. Les ovules en nombre de deux à douze, arrivent à maturite en même temps ; ils descendent en même temps dans les deux utérus et sont enveloppés d'une coque commune élargie au milieu et effilée à ses deux bouts.

L'époque de maturité des ovules, présente des variations suivant les individus, mais en général elle a lieu au printemps. C'est surtout au mois d'avril qu'on trouve d'une part des embryons à des stades très jeunes, et d'autre part de grands embryons sur le point de quitter l'utérus et ayant 0,m. 23 à 0,m. 25 de longueur. Au mois de mai, on trouve surtout des embryons ayant 1-2 cm., en juin et juillet 2-5 cm. ; en août et septembre 5-10 cm. ; de sorte que le développement de l'embryon doit durer à peu près un an. Il me semble qu'il en est de même pour les autres Elasmobranches ovovivipares.

Un fait curieux c'est qu'on ne trouve des mâles qu'au printemps ; durant l'été on ne trouve que des femelles. Les mâles, à ce moment, se retirent sans doute loin de la côte. La même observation a été faite par F. Meyer (1875) à Helgoland.

Echinorhinus spinosus, Blainv. Requin bouclé. La peau est garnie d'épines. Guitel (1900) a observé à Roscoff, un exemplaire femelle adulte, mesurant 2,m.40 de longueur.

Scyllium canicula, Cuv. Petite Roussette, Touille. Taille des

adultes des deux sexes : 0,m.58 — 0,m.69. Valvules nasales presque contiguës; petites taches sur le corps.

Scyllium catulus, Cuv. Grande Roussette, Touille. Taille des adultes des deux sexes 1m. — 1,m.20. Valvules nasales non confondues ; grandes taches sur le corps.

C'est à tort, qu'on voit dans les traités d'Ichtyologie que *Sc. canicula* est appelée grande Roussette et *Sc. catulus* petite Roussette; c'est juste le contraire. I. Müller (1840) a déjà remarqué cette erreur du traité de Cuvier, pourtant Duméril (1865) et Moreau (1881) l'ont maintenue. Les anciens auteurs Bohadsch (1761) et Tilesius (1802) ont confondu ces deux espèces. Salviani les a bien distinguées et les a décrites sous le nom de *Catulus minor* et *Catulus major*. On voit aussi dans le livre de Rondelet (1554) sur les Poissons marins que c'est *Sc. canicula* (*Canicula Aristotelis*) qui est la petite espèce : « Canicula, generis galeorum minima, colore ruso, nigris maculis aspersis... »

Les Roussettes pondent de 20 à 26 œufs à partir du mois de Février jusqu'à la fin de septembre. Les œufs arrivent à maturité et sont pondus par deux. Ils sont entourés d'une coque quadrilatère allongée et pourvue à ses quatre coins de filaments tordus en vrille. Par ces filaments l'œuf est attaché à un support; pendant la ponte, l'animal tourne autour de celui-ci. L'œuf de *Sc. catulus* est deux fois plus grand que celui de *Sc. canicula*. Ainsi l'œuf de *Sc. catulus* a de 11 à 12,5 cm. de longueur, de 4 à 4,3 cm. de largeur et ses crêtes latérales ont 0,7 à 1,2 cm. de hauteur ; celui de *Sc. canicula* a 6 cm. de longueur, 2 à 2,2 cm. de largeur et les crêtes latérales ont 0,cm.2 de hauteur. Le développement du petit à l'intérieur de la coque dure environ 8 mois. Les embryons de *Sc. catulus*, au moment de quitter la coque ont 10 — 12 cm. de longueur, ceux de *Sc. canicula* 8 ou 9 cm.

Pristiurus melanostomus, Bp. Nageoire caudale à bord supérieur dentelé Deux femelles capturées au mois d'Avril 1904, ayant 0,m.72 de longueur étaient voisines de l'âge adulte. Cette espèce est excessivement rare dans la Manche.

Lamna cornubica, Cuv. Deux exemplaires de cette espèce : un mâle et une femelle que j'ai observés à Roscoff et qui mesuraient environ 1 m. de longueur n'étaient pas adultes.

Alopias vulpes. Bp. Renard. Cette espece est caractérisée par le développement énorme du lobe supérieur de la nageoire caudale. Pendant mes séjours à Roscoff, je n'ai observé qu'un seul exemplaire de cette espèce, échouée à l'île Tisaozon près du laboratoire. L'exemplaire en question était un mâle non adulte, ayant 2,m.70 de longueur totale; la queue à elle seule mesurait 1,m.40. Moreau (1881) indique comme taille d'une femelle adulte provenant de la Méditerranée 4,m.60. Vaillant (1886) rapporte qu'une *Alopias vulpes* femelle de 4,m.70 de longueur, renfermait des embryons mâles et femelles mesurant de 1,m.50 à 1,m.55 de longueur.

Mustelus vulgaris, Müll. et Henle. Matelle, 0,m.75 à 1,m.08 Membrane nictitante. Dents en petits pavés, celles des rangées postérieures sans dentelure du côté externe. Fœtus acotyledone. On trouve dans les utérus de 8-24 œufs; ils y descendent au mois de Juillet et d'Août. Les œufs n'arrivent pas en même temps dans l'utérus. On constate, en effet, de petites différences dans leur état de développement. Ainsi, une fois, j'ai observé dans les utérus d'un même animal des embryons ayant 0,cm.75 à 0,cm.9 de longueur et des embryons de 2 cm. de longueur. Une autre fois, j'ai observé des embryons ayant les uns 2 cm. et les autres 3 à 3,cm.5 de longueur. Les œufs sont enveloppés chacun à part d'une coque distincte. La coque est très mince et fusiforme; elle est élargie vers son milieu autour de l'œuf et aplatie sur les bords, parce qu'ici les deux faces sont en contact et réunies par une substance collante. Celle-ci disparaît au fur et à mesure que l'embryon se développe, de sorte que celui-ci est contenu dans un sac à paroi très mince, rempli d'un liquide albumineux. Ce sac est plissé et les plis sont intimement appliqués contre la muqueuse utérine, aquelle se dispose en autant de loges qu'il y a d'œufs. Les dimensions de la coque extendue sont : 30,cm. de longueur et 10,cm.2 de largeur. Les embryons à la naissance ont une taille de 27 à 28 cm.

Galeus canis, Rondel. Hàa ; 1,m.30 à 1,m.50. Membrane nictitante. Dents aiguës à pointe unique oblique en dehors. La chair a une forte odeur d'ail. Les œufs, descendant dans les oviductes, s'enveloppent chacun d'une coque ayant la même forme que celle des œufs de *Mustelus*, mais étant un peu plus grande. La portée est de 20 à 30 petits. On trouve de grands embryons surtout au printemps. Au moment de la naissance ils ont une taille de 30—32,cm.

Carcharias glaucus, Agass. Peau bleue ou Requin, 2 – 3,m. Membrane nictitante ; pas d'évents. Les petits, au moment de la naissance, ont une longueur de 0,m.50—0,m.60.

Myliobatis aquila, C. Duméril. Terre, Terrine ou Trembleuse. Un seul exemplaire que j'ai observé et qui mesurait 0,m.50 de longueur, n'était pas encore adulte.

Trygon vulgaris, Riss. Terre, Terrine ou Trembleuse. Deux individus femelles, que j'ai observés, mesuraient respectivement 0,m.97 et 1,m.05 de longueur et étaient adultes.

Ces deux dernières espèces se distinguent des autres Raies par leur queue longue et grêle, armée d'aiguillons. Chez *Myliobatis*, les dents sont larges ; chez *Trygon* elles sont petites et étroites.

Torpedo marmorata, Risso ; Torpille, Trembleuse. Disque arrondi ; évents avec tentacules ; quelques individus femelles, que j'ai observés et qui avaient de 0,m.30 à 0,m.40 de longueur, n'étaient pas encore adultes. Un mâle de 0,m.28 de longueur l'était déjà. A Banyuls-sur-Mer, une femelle mesurant 0,m.42 était adulte.

Raia clavata, Rond. Raie grise, verte ou bouclée. Les femelles arrivent à une taille plus grande que les mâles. Les mâles adultes ont de 0,m.70 à 0,m.85 de longueur ; les femelles adultes de 0,m.90 à 1,m.10. Le disque est recouvert d'aspérités et d'épines sur la ligne médiale dorsale ; mais le caractère d'avoir sur la peau des boucles à base en forme de bouton, n'est pas général : c'est même plutôt rare à Roscoff. Epoque de la ponte : Juin, Juillet, Août. Une femelle peut pondre environ 40 œufs durant l'été. Les deux moitiés, dorsale et ventrale, de la coque des œufs de Raies, sont en forme de quadrilatère

peu allongé, avec les angles prolongés en cornes pointues, un peu recourbées à leur extrémité libre. Les cornes inférieures sont plus développées que les supérieures. La face ventrale est plus aplatie, la face dorsale est bombée et possède, de même que les crêtes latérales, une bourre de filaments libres. Enfin, chacune des cornes présente une fente longitudinale du côté interne. Les œufs sont pondus par deux. Contrairement à Gerbe (1872) j'ai observé que l'œuf entouré de coque descend dans la région utérine dans toute son expansion, avec la forme quadrilatère et non plié sur lui-même. Je peux confirmer l'observation de Vaillant que chez les Raies l'extrémité de la coque qui sera ouverte est l'extrémité inférieure, tandis que chez *Scyllium* c'est l'extrémité supérieure. La coque de l'œuf de la Raie bouclée a 8,cm.3 de longueur sans compter les cornes; avec celles-ci la longueur est de 14 cm. à 15 cm.; les cornes supérieures mesurent environ 3 cm.; les cornes inférieures 4 cm.

La Raie bouclée habite sur les fonds de gravier, rocheux ou vaseux. Elle est pêchée en très grande quantité à Roscoff. La pêche se fait aux filets et surtout aux cordes. Le filet employé est le *tramaïl* composé de trois nappes parallèles; la moyenne a des mailles étroites et les deux extérieures ont les mailles larges. Les filets sont munis à leur partie inférieure de lest et à la partie supérieure de flotteurs en liège. Descendus dans la mer, ils ont près du fond une situation verticale. On les laisse surtout pendant la nuit. Les *cordes* ou *cordeaux* sont des engins formés de cordes auxquelles sont attachées un grand nombre de ficelles dures qui se terminent avec des hameçons qu'on garnit d'amorces. On emploie comme appât : du maquereau, de la tête de sardine, du poulpe et de la vieille (*Labrus* et *Crenilabrus*) qu'on trouve dans les herbiers marins de la côte.

Raia macrorhynchus, Rafin. Tire ou Travent gris. Taille des adultes 1,m.50 à 2,m.

Raia batis, Linn. Tire ou Travent blanc; Printanier. La dernière dénomination signifie qu'il est plus abondant au printemps. 1,m.50 à 2,m. Les caractères de ces deux espèces de Raies (*macrorhynchus* et

batis) sont : *a)* le museau allongé : une ligne menée de l'extrémité du museau à l'angle externe de la pectorale, passe en dehors du disque : *b)* les orifices des tubes de Lorenzini de la face inférieure du corps sont bordés de noir. Les deux espèces se ressemblent beaucoup. Il est presque impossible de les distinguer à l'état jeune. Pour les adultes on trouve les caractères distinctifs suivants : la couleur du dos est plus foncée chez le Tire gris. Cette couleur est noirâtre avec des tâches légèrement jaunâtres. Chez le Tire blanc elle est d'un gris jaunâtre et sur un tel fond, les tâches noirâtres sont plus évidentes ; c'est pour cela que ce Tire est encore appelé Tire ou Travent à fleurs sur le dos. Moreau indique un bon caractère distinctif dans la dentition. Chez la Raie macrorhynque, les dents des adultes sont très serrées et ont une couronne à base plus développée transversalement, tandis que chez la Raie batis, les dents sont plus espacées et leur base est toujours plus longue que large. D'autre part, j'ai observé un caractère distinctif dans les yeux : dans le Tire gris, la pupille et ses franges supérieures, de même que l'iris sont d'un bleu foncé noir, tandis que chez le Tire blanc, l'iris étant d'un bleu foncé noir, la pupille et ses franges sont d'un jaune doré. L'époque de la ponte est en Février et au printemps. Les œufs sont très grands : leur longueur, sans compter les cornes, est de 18,cm., avec celles-ci de 45,cm,; la largeur est de 14,cm. Il n'y a de filaments libres sur aucune face de la coque, mais on voit une multitude de petites papilles très serrées et disposées en séries régulières.

Raia microcellata, Montag. Raie bâtarde; 0,m.65 à 0,m.88. Le diamètre de l'œil est plus petit que celui de l'évent. La couleur du dos est d'un gris verdâtre ou jaune brunâtre. On observe des raies blanches légèrement arquées sur le bord supérieur et inférieur des ailes ; il y a en plus quelques taches blanches.

Raia punctata, Risso. Reine. La taille des mâles adultes est de 0,m.60 à 0,m.70 et celle des femelles adultes de 0,m.60 à 0,m.80. Les rangées longitudinales de dents sur chaque mâchoire sont en nombre inférieur à 60. Les dents sont mousses chez la femelle adulte et poin-

tues chez le mâle. Sur le dos, il y a des taches circulaires, brunes ou noires, plus grandes et moins nombreuses que chez *Raia asterias*. En outre, on observe des deux côtés, dans la moitié postérieure du disque une tache arrondie blanchâtre, ayant en son milieu une autre tache plus petite, et noire. La grande tache est entourée de cinq ou six grands points noirs concentriques. Epoque de la ponte : Mai et Juin.

Raia asterias Rond. Raie douce ou blanche. 1 m. à 1,m.20. La couleur générale est semblable à celle de la Reine, mais les taches sont plus petites et plus nombreuses ; en outre, il n'y a pas de taches ocellées. Les dents sont pointues dans les deux sexes et disposées en rangées longitudinales, en nombre plus grand que 70 à chaque mâchoire. Epoque de la ponte : mai, juin. L'œuf est plus grand que celui de *Raia clavata*. La coque a 12 centimètres de longueur sans compter les cornes et 22 centimètres avec celles-ci ; la largeur est de 8 centimètres. Cette espèce est pêchée en grande quantité à Roscoff et envoyée sur le marché de Paris. Elle est plus estimée que la Raie grise. Elle habite un fond sableux. On emploie comme appât : la sardine fraîche, la sole, mais surtout le lançon (*Ammodytes tobianus et cicerellus*) qu'on cherche pendant la nuit, aux marées les plus basses, dans les sables au Loup en face de Roch-Grom. On pêche aussi le lançon à la sêne, dans tous les fonds sableux. C'est pour ce motif qu'on pêche la Raie douce aux grandes marées, tandis qu'à morte eau on pêche la Raie grise.

Raia mosaïca Lacép. 0,m.75 à 0,m.92. Le caractère essentiel c'est d'avoir sur le disque, des bandes brunâtres ondulées, bien dessinées et bordées de taches laiteuses. La plus caractéristique de ces bandes est celle qui commence derrière les yeux et se porte en dehors et en arrière. Epoque de la ponte : juin, juillet, août. Dimensions de la coque de l'œuf : 8 cm. de longueur (16 avec les cornes) et 5,cm.5 de largeur.

Raia naevus, Müll. et Henle. 0,m.58 à 0,m.65. Cette espèce n'est pas indiquée par Moreau (1881) dans son traité d'Histoire naturelle des Poissons de la France. Duméril (1865) lui donne comme habitat l'Océan et la Méditerranée. Mais elle existe aussi bien dans la

Manche. C'est une Raie à museau court, ayant sur chaque aile une grande tache dont le fond est blanc mélangé de jaune citron et de maculatures d'un brun foncé. La couleur de la face supérieure est d'un brun jaunâtre. Il y a sur cette face de petites aspérités à pointe tournée en arrière, sauf autour des taches ocellées où la peau est lisse. Les dents sont très pointues dans les deux sexes. Sur la queue, il y a cinq rangées d'épines et enfin il existe aussi des épines aux environs de l'œil et au niveau de la ceinture scapulaire.

La couleur générale des Elasmobranches, et surtout des Raies, est plus claire chez les animaux qui habitent un fond sableux et plus foncée chez les animanx qui habitent un fond rocheux ou vaseux.

L'époque de la reproduction ne peut pas être bien précisée. Chez les ovovivipares on observe des grandes variations suivant les individus. Elle peut avoir lieu pendant toute l'année, mais c'est surtout au printemps. Pour les ovipares, c'est pendant l'été.

Un état de rut ne peut pas être précisé, sauf en s'adressant à la structure intime de l'appareil génito-urinaire. Des différences souvent indiquées comme particulières à l'état du rut, tiennent souvent à ce qu'on a été en présence d'animaux adultes et d'animaux non complètement adultes. Les animaux, une fois pondus ou sortis de l'œuf, s'accroissent durant trois ou quatre ans, avant d'être adultes. C'est alors qu'apparaissent des caractères en rapport avec la maturité sexuelle et la taille reste ensuite à peu près stationnaire.

Chez les adultes on observe, en dehors du développement énorme des glandes génitales, les caractères suivants : *a*) chez le mâle : les ptérygopodes bien développés; la glande de Leydig a un volume considérable et une couleur semblable à celle du testicule, son conduit très développé est renflé en vesicule séminale à sa partie inférieure. Les Raies mâles adultes ont plusieurs rangées d'épines des deux côtés au niveau du museau et vers l'angle externe des pectorales. Enfin chez plusieurs espèces, les dents plates à l'état jeune, deviennent pointues chez les mâles adultes (*Raia clavata, microcellata, punctata*).

Chez la femelle adulte, on constate le grand développement des oviductes et surtout de la glande nidamentaire et de l'utérus.

Les chiffres que j'ai donnés pour la taille des adultes, ne seront absolument justes que pour les animaux provenant de la Manche. Les mêmes espèces, dans la Méditerranée, semblent avoir à l'état adulte, une taille plus petite.

Je donne des clefs dichotomiques pour déterminer facilement les Squales et les Raies de Roscoff ; mais il est bien entendu que ces clefs n'ont qu'une valeur toute locale.

S. O. Pleurotremata, Squales	bouche terminale								*Squatina angelus*
	Bouche infère	Nageoire anale nulle	un aiguillon à chaque dorsale.						*Acanthias vulgaris*
			pas d'aiguillons dorsaux ; peau garnie d'épines.						*Echinorhinus spinosus*
		Nageoire anale existe	La première nageoire dorsale placée : *a*) au-dessus ou en arrière des ventrales	nageoire caudale	non dentelée	valvules nasales presque confondues sur la ligne médiane.			*Scyllium canicula*
						valvules nasales non confondues.			*Scyllium catulus*
					à bord supérieur dentelé				*Pristiurus melanostomus*
			b) en avant des ventrales	membrane nictitante	nulle	lobe supérieur de la caudale	très long.		*Alopias vulpes*
							de longueur ordinaire.		*Lamna cornubica*
					existe	évent distinct	dents	aiguës.	*Galeus canis*
								en petits pavés.	*Mustelus vulgaris*
						évent nul			*Carcharias glaucus*

S. O. Hypotremata, Raies	Queue grêle, ordinairement ornée d'aiguillons	dents				au moins en partie larges	*Myliobatis aquila*
						petites et étroites	*Trygon vulgaris*
	Queue charnue, sans aiguillons	disque arrondi					*Torpedo marmorata*
		disque losangique	museau allongé			les dents à base plus développée transversalement.	*Raia macrorhynchus*
						les dents à base plus longue que large.	*Raia batis*
			museau court	œil plus petit que l'évent			*Raia microcellata*
				œil aussi grand ou plus grand que l'évent	tache ocellée sur la pectorale	de couleur blanc-jaunâtre avec des maculatures brunes.	*Raia naevus*
						blanche, avec un point noir en son milieu et entourée de 5 ou 6 grands points noirs.	*Raia punctata*
						bandes brunâtres ondulées, bordées de taches laiteuses.	*Raia mosaïca*
						Disque plutôt lisse ; couleur du fond brun-jaunâtre.	*Raia asterias*
						disque rude (boucles rarement) ; couleur du fond grise.	*Raia clavata*

DEUXIÈME PARTIE

Exposé critique succinct des travaux relatifs au système uro-génital des Elasmobranches.

Aristote déjà, fournit quelques données remarquables sur l'appareil et le mode de génération des *Elasmobranches*. Ainsi, on voit dans son *Histoire des Animaux*, tome 2, livre VI, chap. X, § 12 (traduction de J. Barth. St.-Hilaire, 1883) : « Les Poissons ne sont pas toujours ovipares, les Sélaciens sont vivipares ; les matrices des Sélaciens se rapprochent des matrices des Oiseaux ; il y a des différences en ce qui concerne la matrice. Dans les petits chiens de mer, les œufs sont posés au milieu de la matrice ; une fois développés les œufs sortent et s'en vont. La matrice des chiens de mer présente à peu de distance en avant du diaphragme des mammelles blanches qui ne se montrent pas, quand il n'y a pas encore des embryons. Les petits Chiens et les Raies ont des espèces de coquilles qui renferment un liquide analogue à celui de l'œuf La forme des coquilles se rapproche de la forme des becs de flûte, il y en a dans les coquilles des vaisseaux filiformes. Chez les petits Chiens, les petits sortent quand la coquille se rompt et tombe ; dans les Raies une fois qu'elles ont pondu, le petit sort de la coquille qui s'est rompue. Les Chiens lisses, les petits se forment en ayant leur cordon ombilical sur la matrice, de telle sorte que quand les œufs sont absorbés, il semble que l'embryon est pareil à celui des quadrupèdes. Le cordon est suspendu à une cavité ou cotylédon et tient au milieu de l'embryon....., il y a un chorion et des membranes qui entourent chacun des embryons en particulier, comme chez les quadrupèdes..... ; les Sélaciens ont des superfétations... »

J. Müller (1830, 1840, 1843) décrit des faits intéressants concernant l'appareil de la génération des *Elasmobranches*, surtout dans son mémoire : « Ueber den glatten Hai des Aristoteles.., etc. » Il expose les observations d'Aristote sur l'Emissole lisse (*Mustelus*

laevis, Riss.) et sur d'autres Sélaciens. Il expose des observations analogues des ichtyologistes du XVIe siècle et de plus récents, de Stenonis en particulier.

Il constate la formation d'un placenta chez *Carcharias*, de la même manière que chez l'Emissole lisse. Il expose des observations anatomiques sur la réunion du foetus avec l'utérus chez les Squales cotylophores, des différences entre les Squales vivipares cotylophores et les acotyledones et des observations sur les ovipares.

D'après quelques travaux antérieurs (Tiedemann und Treviranus Zeitschr. Bd. IV. s. 106), on voit que l'auteur n'était pas sûr qu'il existait ou non une communication entre le testicule et le Nebenhoden (épididyme). Il croyait que les vésicules du testicule se rompaient en déversant leur contenu dans la cavité abdominale et que ce contenu était expulsé d'ici par les pores abdominaux comme chez le Petromyzon et l'Anguille. Par conséquent l'épididyme n'était qu'une glande accessoire, qui n'avait pas de relations directes avec l'organe prolifère. En tout cas, il est certain qu'il a décrit chez les Raies mâles, ce que nous appelons *la glande de Leydig*, comme une glande particulière en dehors du testicule et du rein. On peut s'en convaincre en regardant la figure 8 de la planche XV de son mémoire : « *De glandularum secernentium structura penitiori*... etc. », dont je reproduis la légende :

« Tabula decima quinta : Anatomiam renum et testiculorum illustrans. Fig. 8. Genitalia mascula et organa uropoëtica dextri lateris Rajæ permagnæ, secundum præparatum musei anatomici Bonnensis, magnitudine naturali, a facie ventrali depicta. A. Testiculus, ex tuberculis globulosis constans, in septis tenuibus inclusis, quæ iterum ex minoribus granis componuntur. B. *Organum glandulosum alterum, ex canalibus serpentinis constans* (*b* canales serpentini majores, *c* canales serpentini minores faciei dorsalis, infra et utrinque prominentes, *d* ductus excretorius, *e* ejusdem intumescentia). C. Ren, f. ureter. » L'existence des *canaux efférents* qui établissent la communication entre le testicule et l'épididyme a été démontrée

par Lallemand et avant lui par John Davy. J. Müller a montré aussi plus tard cette communication (*Jahresbericht des Archivs* 1836). Dans le mémoire sur l'Anatomie comparée des Myxinoïdes (1843), il revient sur les organes de la génération des Sélaciens. Il décrit que les organes mâles internes se composent de trois parties : *a*) un testicule granuleux formé de petites vésicules ; *b*) *un épididyme formé d'un canal sinueux* ; *c*) une substance blanchâtre attachée au testicule, découverte par Monro et qu'il appelle substance épigonale. Le testicule est réuni avec l'épididyme par des vaisseaux efférents. Il constate que l'ovaire est simple chez *Scyllium* et chez les Squales à membrane nictitante, mais l'organe épigonal est toujours double et symétrique. Il décrit ce dernier comme une glande sans conduit excréteur et qui serait peut-être un corps de Wolff métamorphosé. Il parle enfin des oviductes et de la morphologie des glandes nidamentaires.

H. Stannius (1840) confirme définitivement l'existence des vaisseaux efférents entre le testicule et l'épididyme. Il a constaté que les vaisseaux efférents ne se réunissent pas directement avec le canal déférent sinueux, mais par l'intermédiaire des canalicules entortillés de l'épididyme. Ce dernier secrète une humeur particulière épaisse et mucilagineuse contenant de petits granules.

F. Leydig (1851) décrit le système génito-urinaire de *Chimæra monstruosa*. Les reins courts et étroits sont situés dans la partie inférieure de la cavité du corps. Chez la femelle, les uretères s'ouvrent ensemble au fond d'une longue vessie urinaire qui se trouve derrière les deux utérus et s'ouvre à l'extrémité inférieure du cloaque.

L'appareil génital mâle interne se compose du testicule, de l'épididyme (Nebenhoden) et d'une glande accessoire. Les vésicules qui composent le testicule se continuent avec des canalicules qui se réunissent en canaux plus grands, de sorte qu'ultérieurement il ne reste qu'un nombre restreint de conduits excréteurs du testicule : les *vaisseaux efférents* qui se dirigent vers l'épididyme. Celui-ci forme

d'abord une masse épaisse de circonvolutions, descend enfin en ligne droite et se réunit avant son ouverture avec le canal déférent de l'autre côté dans un canal commun. Mais avant que cette réunion ne se soit accomplie, il a éprouvé différents changements de forme et a reçu les conduits excréteurs de la glande accessoire. La partie inférieure du canal déférent possède vers l'extérieur un renflement divisé par un étranglement en une partie supérieure et une partie inférieure. Ce renflement est divisé en compartiments pleins de spermatozoïdes. Le liquide séminal est mélangé à de nombreux granules graisseux, qui proviennent de la glande accessoire. Cette glande se trouve du côté interne du spermiducte entre la tête de l'épididyme et l'extrémité supérieure du rein. Elle se compose de canalicules très circonvolutionés qui secrètent les molécules de graisse qui seront mélangées au liquide séminal.

Je reproduis textuellement quelques lignes de la page 267 du mémoire de Leydig : « Ich finde bis jetzt nirgends dieser Drüse Erwähnung gethan. Da sie ihrer Grösse wegen wohl kaum unbeachtet geblieben sein kann, so glaube ich, dass man sie für einen Theil der Niere gehalten hat, von der sie sich aber im frischen Zustande schon durch ihre Färbung, mikroscopisch aber auf den ersten Blick durch die ganz verschiedene Beschaffenheit ihrer Kanäle unterscheidet. Die physiologische Bedeutung dieser Drüsse näher zu bestimmen, ist kaum möglich und sie muss daher bis auf weiteres unter die accessorischen Geschlechtsdrüssen eingereiht werden. »

Leydig décrit enfin les organes génitaux de la femelle : l'ovaire et l'oviducte, insistant pour ce dernier sur la glande nidamentaire et l'utérus. Enfin il croyait que la glande digitiforme serait probablement une glande accessoire de l'appareil génital femelle.

F. Leydig (1852) décrit le système génito-urinaire des Squales et des Raies. *Les reins* (§ 45, page 70). Il dit que chez les Squales les reins sont longs et étroits et s'étendent à peu près sur toute la longueur de la cavité du corps, mais leur partie supérieure est très amincie. Chez les Raies ils sont courts et épais. Chez *Raia batis* le

rein gauche est divisé en deux parties. Le rein est composé de canalicules qui n'ont pas le même diamètre partout. L'épithélium des canalicules est clair ou plein de granulations moléculaires ou graisseuses. Il est cilié dans des régions déterminées. La capsule du glomérule n'est pas ciliée, elle est formée d'un épithélium de cellules rondes qui se réfléchit sur le glomérule. Les canalicules se réunissent dans des conduits plus grands qui s'ouvrent dans l'uretère.

Les organes de la génération (§ 54, p. 84). L'auteur étudie l'appareil génital mâle chez *Torpedo Galvanii*. Le testicule est composé de vésicules dont les cellules forment les spermatozoïdes. Chaque vésicule se prolonge par un canalicule et les différents canalicules se réunissent en des conduits de plus en plus grands, de sorte qu'il résulte un petit nombre de vaisseaux efférents qui établissent la communication entre le testicule et l'épididyme (Nebenhoden). Celui-ci se continue avec le canal déférent qui est dilaté dans la partie inférieure et contient un liquide sécrété par ses parois pliées transversalement. C'est dans cette dernière région que les spermatozoïdes achèvent leur dernier développement. L'auteur généralise l'existence de la glande accessoire chez les Raies et chez les Squales. La glande s'étend entre l'épididyme et le rein et se compose de canalicules très longs et entortillés formés d'un épithélium composé de grandes cellules cylindriques. La sécrétion est une masse moléculaire composée de granules de graisse. Les différents canalicules se réunissent entre eux et se déversent de place en place dans le canal déférent par l'intermédiaire des canaux collecteurs.

L'auteur parle aussi de la glande des ptérygopodes chez la Torpille. Il croit que les ptérygopodes servent peut-être pour le transport du liquide séminal dans les conduits génitaux de la femelle et que la sécrétion de la glande a un rôle protecteur pour le liquide séminal. Enfin il décrit les organes génitaux femelles.

Critique. — En lisant ces deux mémoires de Leydig, j'ai été étonné d'avoir lu dans le mémoire de Semper (1875) que Leydig n'a pas connu une différence entre la partie supérieure et la partie inférieure du

rein. On lit à la page 214 du mémoire de Semper « ...Leydig kennt (Rochen und Haie) diesen Gegensatz nicht... ». Il est vrai que Leydig n'en dit rien au chapitre concernant le rein. Quand il dit « chez les Squales les reins sont longs et étroits et s'étendent sur toute la longueur de la cavité du corps, mais leur partie antérieure est très amincie... », cette description s'applique très bien pour la femelle et pour le mâle jeune. Mais en regardant les figures données et le chapitre concernant les organes de la reproduction, on voit au contraire qu'il a très bien connu avant Hyrtl cette distinction. Mais il ne dit pas que les glandes accessoires qu'il décrit sont la partie supérieure du rein transformée.

Hyrtl (1853) confirme et complète les observations de Leydig sur *Chimaera*. Il appelle *épididyme* (Nebenhoden) le canal déférent (canal de Leydig). Il observe que la partie supérieure circonvolutionée de celui-ci repose sur *la glande découverte* par *Leydig*. La partie inférieure a l'aspect d'un renflement fusiforme, dont le tiers distal est séparé du reste par un étranglement. Ce renflement possède sous l'enveloppe péritonéale une couche de fibres musculaires circulaires, à laquelle fait suite une membrane de tissu conjonctif, qui envoie un grand nombre de plis, vers l'intérieur. Les loges ainsi délimitées sont remplies par le liquide séminal. Les conduits de deux côtés se réunissent et se terminent par la papille uro-génitale.

La glande accessoire de Leydig se trouve du côté interne de l'épididyme. Comme la partie inférieure de la glande arrive sur la partie supérieure du rein, Hyrtl considérait d'abord la glande comme la continuation du rein, auquel elle ressemble aussi par son aspect lobé. Mais en injectant l'uretère il ne constate aucun prolongement de celui-ci dans la glande. Il admet, pour elle, la signification donnée par Leydig. Elle se compose de 20 lobes. Ses canalicules collecteurs s'ouvrent dans la partie circonvolutionée de l'épididyme et quelques-uns dans les compartiments du renflement fusiforme. La glande semble sécréter « *das flüssige Menstruum des Samens* », tandis que les spermatozoïdes dérivent du parenchyme testiculaire. L'auteur

constate l'existence *d'oviductes rudimentaires chez le mâle.* Ce sont deux canaux fins, situés du côté externe de l'épididyme, ayant un orifice vers le diaphragme, mais dont les extrémités inférieures sont fermées.

Hyrtl a très bien observé les différences sexuelles, en ce qui concerne le rein et ses conduits. Les reins sont situés dans la partie inférieure de la cavité du corps. Chaque rein possède trois uretères. Ceux-ci sont très larges chez le mâle. Chez la femelle il existe deux vessies urinaires et les uretères sont par contre des canalicules très fins. Le rein de la femelle est plus long que celui du mâle, il arrive jusque dans la moitié supérieure de la cavité du corps, mais il est très aminci dans cette dernière partie. L'auteur décrit enfin les oviductes et considère la glande digitiforme de l'intestin terminal comme une vésicule séminale chez la femelle, ce qui n'est pas juste.

H. Stannius (**1854**), dans son traité de Zootomie parle aussi des glandes accessoires de Leydig. Il constate que la signification de ces glandes n'est pas encore éclaircie, mais que leurs rapports avec les autres organes parlent pour une analogie avec le corps de Wolff.

Martin Saint-Ange (**1856**) dans son étude de l'appareil reproducteur dans les cinq classes d'animaux Vertébrés, prend comme type pour les Elasmobranches, le Squale émissole : *Mustelus vulgaris*, Müll. et Henle. C'est lui qui observe le premier le canal central du testicule, duquel partent les vaisseaux efférents. Ceux-ci constituent, d'après lui, l'origine de l'épididyme. Ce dernier se continue avec le canal déférent qui se case pour ainsi dire dans la substance rénale, prend un calibre de plus en plus fort et dans la partie terminale constitue un immense réservoir spermatique, partagé à l'intérieur en loges par des diaphragmes membraneux. Dans ce conduit les spermatozoïdes sont d'autant plus développés qu'ils s'éloignent de la glande spermatogène.

L'auteur n'a pas observé de plus près les différences suivant le sexe et suivant l'âge et ses descriptions sont en partie erronées. On voit dans son mémoire qu'il considère la vessie urinaire de la femelle,

comme homologue à celle du mâle. Or, tandis que la première est la partie terminale du canal de Wolff et correspond plutôt à la vésicule séminale du mâle, la vessie urinaire de celui-ci n'est autre chose que l'uretère définitif dilaté. L'uretère définitif est un canal collecteur dilaté, qui provient de la réunion des canalicules collecteurs des premiers segments du rein inférieur (rein proprement dit). Ceux des derniers segments s'ouvrent séparément à la base de ce canal dilaté. L'uretère qu'il décrit dans les deux tiers supérieurs du rein, chez le mâle, se déversant dans la vessie urinaire et communiquant d'autre part par des canalicules transversaux avec le spermiducte, n'existe pas. En effet, ces canalicules transversaux sont les canaux collecteurs des segments supérieurs du rein, qui se déversent directement dans le spermiducte et au moment où on trouve dans ce dernier des spermatozoïdes, le rein supérieur est transformé en glande annexe génitale et la sécrétion n'est plus de l'urine, comme Martin Saint-Ange la décrit.

Vogt et Pappenheim (1859) dans leurs recherches sur l'Anatomie comparée des organes de la génération ches les animaux Vertébrés, prennent comme type pour les Elasmobranches la Raie bouclée : *Raia clavata*, Rond. Les auteurs décrivent un épididyme formé par le canal déférent à l'aide des cæcums latéraux qui naissent de distance en distance et qui sont entremêlés.

E. Bruch (1860) étudie l'appareil de la génération chez les Elasmobranches. Il compare le testicule à une glande en grappe et décrit dans le canal excréteur de ce dernier les parties suivantes : *a*) *l'épididyme* qui naît de l'extrémité supérieure du testicule par plusieurs racines très ténues. L'auteur parle du volume de l'épididyme, de ses circonvolutions et de ses cæcums latéraux ; *b*) *le canal déférent ; c*) *la vésicule séminale ; d*) *le canal éjaculateur,* situé dans une verge et qui sert à l'évacuation de l'urine et du liquide fécondant. Il constate que l'ovaire est semblable à celui des Vertébrés supérieurs : les ovules naissent dans la masse de son parenchyme et refoulent celui-ci en se dirigeant vers la surface extérieure. Il explique l'atrophie de

l'ovaire gauche par suite de ses rapports avec le foie et l'estomac. Il constate que les oviductes s'ouvrent isolément dans le cloaque et que la glande nidamentaire existe toujours. L'auteur traite encore du développement et de la structure de l'utérus et enfin de la gestation. Il montre que la forme des villosités et des replis de la muqueuse utérine ne peut servir de caractère spécifique, comme le croit Leydig.

C. Semper (1874, 1875) a découvert les canalicules néphrostomiques, qui commencent par un entonnoir dans la cavité générale, chez les genres suivants : *Squatina, Scymnus, Cestracion, Centrophorus, Spinax, Acanthias, Hexanchus, Pristiurus, Chilloscyllium* et *Scyllium*. Il confond les canaux segmentaires avec le rein, et essaie de montrer la structure typique du rein des Plagiostomes, comme étant formée d'organes segmentaires séparés ; ceux-ci commencent dans la cavité générale et se réunissent à l'uretère primaire, appelé par lui conduit primaire du rein primitif. L'auteur cherche à montrer qu'il existe une identité entre les organes segmentaires des Plagiostomes et des Annélides, comme structure, situation et formation. La seule différence consiste dans le fait que chez les Annélides, les organes segmentaires s'ouvrent isolément à l'extérieur, tandis que chez les Plagiostomes, au contraire, ils se réunissent à l'uretère primaire. Il conclut que les Annélides sont les parents les plus proches des formes primitives d'où sont sortis d'une part les Annélides et les Arthropodes et d'autre part les Vertébrés.

Le mémoire de Semper (1875) comprend trois parties :

1) Le système uro-génital des Plagiostomes adultes ;

2) Le développement ;

3) Des considérations générales sur le système uro-génital des Vertébrés.

Dans la première partie, l'auteur traite : des entonnoirs et des canalicules néphrostomiques ; du rein ; des glandes génitales et de leurs conduits d'excrétion.

Les canalicules néphrostomiques sont tapissés par un épithélium

cilié. Ils sont directement en relation avec les premiers corpuscules de Malpighi, qui apparaissent en même nombre qu'eux dans chaque segment. D'autre part, il lui semble que les corpuscules de Malpighi primaires disparaissent pendant le développement de l'embryon et sont remplacés par d'autres qui se forment plus tard. Il a constaté que les vaisseaux efférents dérivent des canalicules néphrostomiques qui sont dans la région des glandes génitales. Ces mêmes canalicules disparaissent chez la femelle complètement ou il n'en persiste que des rudiments.

Semper fait une distinction entre le rein supérieur et le rein inférieur des Elasmobranches et appelle ces parties respectivement glande de Leydig et rein proprement dit, aussi bien chez le mâle que chez la femelle. Il n'a connu aucune différence de structure entre ces deux parties et il dit lui-même que ces dénominations sont arbitraires. La seule différence, d'après lui, réside dans les conduits excréteurs. La glande de Leydig envoie ses canaux excréteurs dans le canal de Leydig (conduit secondaire du rein primitif). Le rein proprement dit comprend les neuf ou dix segments inférieurs du rein et présente la même structure que la partie inférieure de la glande de Leydig. Le rein proprement dit présente un uretère ou des uretères distincts du canal de Leydig. Il a observé que la partie supérieure de la glande de Leydig est plus ou moins atrophiée chez la femelle, et que chez le mâle cette partie devient plus volumineuse à l'époque du rut, mais sans rien ajouter de plus. Je reproduis textuellement la comparaison qu'il fait entre les deux parties du rein des Plagiostomes et le rein des Vertébrés supérieurs (pag. 228) : « beide eigentlich nur etwas von einander gesonderte Abtheilungen der ursprünglichen primitivsten Niere sind, welche in ihrer Totalität offenbar der Urniere der höheren Wirbelthiere zu vergleichen sein wird, dennoch aber in ihren beiden Abtheilungen diese und die bleibende Niere zugleich zu repräsentiren scheint ».

En ce qui concerne les glandes génitales, l'auteur constate que les testicules sont toujours au nombre de deux et que l'ovaire gauche

est quelquefois atrophié (*Scyllium, Pristiurus, Carcharias, Galeus, Mustelus* et *Sphyrna*). Il distingue trois zones dans le testicule des animaux adultes : *a*) une zone de jeunes ampoules, située immédiatement autour du pli progerminatif ; *b)* une zone centrale, formée par des ampoules renfermant des spermatozoïdes en voie de développement ; *c*) une zone corticale développée surtout vers la base du testicule, de couleur brune, composée d'ampoules vides qui sont en voie de régression. Il trouve des rudiments de testicule chez *Hexanchus* femelle.

La voie d'élimination des spermatozoïdes est composée par les parties suivantes : les canalicules séminifères, un canal central situé dans la base du testicule, les vaisseaux efférents, le canal longitudinal du rein (*Centrina, Acanthias, Mustelus*), les canalicules urinaires de la partie supérieure de la glande de Leydig (Nebenhoden) et le canal déférent ou canal de Leydig. Pour Semper le canal de Leydig chez le mâle est en même temps uretère et spermiducte. L'épididyme (Nebenhoden ou partie génitale de la glande de Leydig) comprend autant de segments du rein qu'il y a de canalicules néphrostomiques transformés en vaisseaux efférents.

Développement. — Semper admet pour l'uretère primaire le mode de formation décrit par Balfour. Il a constaté la participation de ce conduit à la formation des canaux segmentaires. En effet, il dit que les évaginations de l'épithélium cœlomique se réunissent à l'uretère primaire (canal primaire du rein primitif) par de courts ponts cellulaires, qui se creusent ensuite, et qui proviennent de l'accroissement latéral des deux parties. Mais en ce qui concerne la formation du rein aux dépens des canaux segmentaires, Semper considère cette question comme impossible à résoudre ; ses observations sont incomplètes et manquent de précision. Personne, depuis, n'a résolu cette question. Dans chaque canal segmentaire, il distingue : une partie remontante, une vésicule aplatie et un uretère segmentaire. C'est de la vésicule que dérivent de nouveaux canalicules urinaires et le corpuscule de Malpighi primaire ; les corpuscules de Malpighi secon-

daires se développent sur les canalicules rénaux (?). La lumière de la vésicule est en relation avec la cavité du corpuscule de Malpighi. Comme chez les grands embryons, il ne trouve aucun corpuscule de Malpighi dans la vésicule, il croit que le premier glomérule disparaît mais la vésicule est tout de même en continuité avec d'autres corpuscules de Malpighi et canalicules urinaires. Les canalicules néphrostomiques sont en continuité avec les canalicules urinaires (voir page 309) et le rein est donc en relation avec la cavité générale.

Semper a observé la division de l'uretère primaire en canal de Müller et canal de Leydig. Il a constaté que la division ne commence qu'à quelque distance de son extrémité supérieure ; mais il croit que la partie inférieure du canal de Müller se forme comme un cordon solide aux dépens de la paroi ventrale de l'uretère primaire. La partie initiale de l'uretère primaire forme la trompe de l'oviducte. Chez le mâle, le processus de séparation est plus réduit et irrégulier, de sorte que le canal de Leydig du mâle n'est pas tout à fait homologue au canal de Leydig de la femelle. Enfin il a constaté que les uretères, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, proviennent aussi par séparation de l'uretère primaire.

En ce qui concerne les glandes génitales, Semper observe qu'elles dérivent des plis génitaux qui apparaissent de chaque côté entre le mésentère et les entonnoirs segmentaires. La partie supérieure des plis, qui contient des ovules primordiaux, devient testicule ou ovaire, tandis que la partie inférieure peut persister comme organe épigonal. Les premiers ovules primordiaux existent avant la formation des plis génitaux. L'ovaire est caractérisé par la formation des follicules de Graaf. Les ovules primordiaux se multiplient et s'invaginent dans le stroma de l'ovaire par groupes (tubes de Pflüger). Les ampoules, qui caractérisent le testicule, proviennent aussi des cellules du pli germinatif.

Dans la troisième partie de son mémoire, Semper passe en revue l'anatomie et le développement du système uro-génital dans la série des Vertébrés.

Il croit que le rein proprement dit des Plagiostomes semble n'avoir aucun homologue chez les Amniotes. Sûrement, on ne peut pas le comparer à la partie inférieure du rein primitif de ceux-ci, parce que *la glande de Leydig des Elasmobranches contient déjà les deux parties qui se trouvent dans le rein primitif des Amniotes :* une partie supérieure génitale et une partie inférieure rénale.

D'autre part, le rein proprement dit des Plagiostomes, étant séparé de la partie rénale de la glande de Leydig, ne peut pas être considéré comme la partie la plus postérieure de celle-ci. Il sera ou bien une partie du rein primitif particulière aux Elasmobranches, ou bien il n'est pas comparable au rein primitif des Amniotes, mais au rein définitif. Dans ce dernier cas, il faudra montrer que le rein définitif dérive aussi des organes segmentaires ou de l'épithélium du cœlome. Semper croit que cette impossibilité d'homologation tient à ce qu'il manque des observations précises sur l'évolution du rein primitif et sur la formation du rein définitif. Tandis que chez les Plagiostomes, le rein dérive de l'épithélium péritonéal, une pareille origine n'est pas encore démontrée chez les Amniotes.

Le système uro-génital des Elasmobranches offre le type le plus simple parmi les Vertébrés. Chez tous les autres Vertébrés, les rapports entre les différentes parties sont plus altérés, leur organisation et leur mode de développement sont plus évolués et leur système urinaire peut être considéré comme une formation secondaire. Chez les Cyclostomes, les Poissons osseux et les Amphibiens, le système rénal entier n'est pas uniforme, parce qu'une partie est développée particulièrement (le peloton de Müller). C'est la conformation du rein des Elasmobranches, qui est la plus typique. On peut en déduire d'une part le rein des Amniotes et d'autre part celui des Amphibiens, des Poissons osseux et des Cyclostomes. D'ailleurs par toutes les recherches classiques et surtout par celles de Gegenbauer et Hertwig, il est montré que les Elasmobranches sont les Vertébrés dont l'organisation fait mieux comprendre celle de tous les autres Vertébrés. Par conséquent ce sont eux qui se prêtent le mieux

pour déduire les formes primitives hypothétiques des Vertébrés.

Si on admet avec Balfour, que les *Ascidies* sont la souche éloignée des Vertébrés et que les *Amphibiens*, dérivant des Ascidies par l'intermédiaire de l'*Amphioxus*, sont à leur tour le tronc d'origine des autres Vertébrés, on montrerait alors que les premiers stades de développement conduisent à un autre résultat que celui que nous faisait attendre l'étude de l'organogénèse.

Critique. — Les mémoires de Semper sont les travaux les plus remarquables sur le système uro-génital des Elasmobranches, et contiennent un très grand nombre d'observations exactes et minutieuses ; mais ils laissent à désirer à plusieurs points de vue.

Il a beaucoup trop exagéré l'importance des entonnoirs et des canalicules néphrostomiques qu'il a découverts. Si, à des stades très jeunes, les canaux segmentaires des Elasmobranches rappellent de très près les néphridies des Annélides, il n'en est plus de même pour le rein. Il n'a pas connu la signification de la glande de Leydig. En effet, il n'y a aucun motif d'appliquer cette dénomination au rein supérieur (antérieur) de la femelle. Chez le mâle adulte, ce n'est pas seulement la partie génitale de la glande de Leydig (Nebenhoden) qui devient plus volumineuse, mais la glande de Leydig toute entière et en plus elle change de structure. Si des corpuscules de Malpighi existent à l'état jeune ils disparaissent. Dans le rein proprement dit, les corpuscules de Malpighi primaires ne disparaissent pas. Les corpuscules de Malpighi ne communiquent pas avec la cavité générale et si dans quelques cas ils commencent par en communiquer, cette relation cesse ensuite.

Il a très peu tenu compte des différences entre les deux sexes, entre les embryons et les animaux jeunes et adultes et des différences suivant les espèces. Les mémoires contiennent des contradictions sur plusieurs points importants. Ce fait a été reconnu aussi par Rabl qui dit : « Solche Widersprüche finden sich übrigens bei Semper noch in grösser Zahl und sie dürften wohl daraus zu erklären sein, das er den Anfang seiner Arbeit schon vergessen hatte, als er

das Ende schrieb. » Voici quelques exemples. Presque partout, ainsi à la page 415 de son mémoire sur le système uro-génital, il dit que le rein des Plagiostomes se forme seulement aux dépens des évaginations de l'épithélium péritonéal.

D'autre part, à la page 302, on voit bien qu'il reconnaît la participation de l'uretère primaire (conduit du rein primitif) à la formation des canaux segmentaires, quand il dit : « Die Verbindung zwischen dem Grunde des Segmentalschlauches und dem Urnierengang erfolgt, wie oben gezeigt wurde, durch eine seitliche Verwachsung beider. »

Maintenant, voici ce qu'on trouve dans son mémoire précédent (1874), page 35 : « *Es setzt sich hiernach die Urniere der Acanthias zusammen aus zwei ursprünglich getrennten Anlagen* — wenn wir absehen von der dritten in sie hineinwachsenden Anlage der Gefässchlinge des Malpighischen Körperchens, — *die eine entsteht durch Sprossung aus dem hohlen Urnierengange, die andere durch eine Einsenkung des Peritonealepithels an einer durch die Genitalfalte und den Urnierengang scharf lokalisirten Stelle.* » A la même page plus en bas : « Ich werde daher von nun an die segmentweise auftretenden ganzen organe mit Ausnahme des Urnierenganges als Segmentalorgane, ihre in die Leibeshöhle sehenden Mündungen als Segmentaltrichter, die zum Malpighischen Körperchen gehenden Kanäle als Segmentalgänge bezeichnen. Der durch die Vereinigung dieser letzteren *mit dem vom Urnierengang sprossenden Canälen* gebildete Abschnitt stark gewundener Canäle, wird von nun als Drüsentheil oder als Segmentaldrüse bezeichnet werden, da es nicht unwahrscheinlich ist, dass er zum grössten Theil noch aus einer dritten gesondert auftretenden Anlage entsteht. »

A la page 47 du même mémoire : « Der Drüsentheil entsteht gesondert von Ausführungsgang in beiden Thiergruppen[1]; hier wie dort verwächst er erst secundär mit letzterem. » Quant à la question de savoir si dans la région qu'il appelle partie génitale de

[1] Plagiostomes et Annélides.

la glande de Leydig, il y a ou non des corpuscules de Malpighi, voici ce que nous trouvons :

Page 221. Dans la partie génitale de la glande de Leydig, chez *Centrina Salviani*, les vaisseaux efférents sont en relation avec des corpuscules de Malpighi, typiquement conformés. Mais il ne peut pas affirmer que ceux-ci régressent peu à peu, comme ce fait arrive sans doute chez plusieurs formes.

Page 304. Dans chaque peloton de la partie antérieure de la glande de Leydig (Nebenhoden), on ne trouve jamais plus d'un seul corpuscule de Malpighi, plutôt ils manquent complètement.

Page 307. Dans cette partie, ce sont les corpuscules de Malpighi secondaires qui disparaissent, les primaires persistent.

Page 396. Chez quelques espèces il y a un grand nombre de corpuscules de Malpighi, dans la partie génitale de la glande de Leydig.

F. Meyer (1875) constate chez *Acanthias vulgaris*, femelle adulte, que les canalicules néphrostomiques, une fois qu'ils ont passé de l'autre côté de l'uretère sur la face ventrale du rein, se dirigent un peu en arrière et s'ouvrent dans des organes lymphoïdes. Ces organes ont la grandeur d'une lentille, la couleur jaunâtre et le contour irrégulier; ils pénètrent en certains endroits jusqu'à 0,mm.15 dans la masse du rein. Comme structure ils sont composés d'un tissu conjonctif réticulaire fin, bourré de lymphocytes. En injectant du bleu de Berlin par le canalicule néphrostomique, il observe que le liquide injecté pénètre dans l'organe lymphoïde et s'il pousse plus loin la masse d'injection il la retrouve entre les canalicules urinaires. S'il injecte le bleu de Berlin par l'uretère, l'injection ne pénètre ni dans les corps lymphoïdes, ni dans les canalicules néphrostomiques. L'auteur ne constate aucune réunion des entonnoirs et des canalicules qui leur font suite avec les corpuscules de Malpighi et arrive donc à un autre résultat que Semper, qui croit que les canalicules néphrostomiques communiquent avec des corpuscules de Malpighi et par l'intermédiaire de ceux-ci et de canalicules rénaux, avec le canal

de Leydig ou avec l'uretère. Meyer croit que Semper n'a pas connu ces organes lymphoïdes.

Dans son mémoire, à la page 308, Semper (1875) répond à Meyer et dit que ces organes existent, qu'ils sont en relation avec les canaux segmentaires, mais qu'ils n'ont rien de commun avec une glande lymphoïde.

Ce sont des vésicules d'origine des nouveaux canalicules rénaux et corpuscules de Malpighi, et qui dérivent de la partie renflée du canal segmentaire. Les organes injectés par Meyer ne sont pas des organes lymphoïdes, parce qu'ils communiquent avec les corpuscules de Malpighi et leur épithélium n'a aucune ressemblance avec les cellules lymphatiques, au contraire il est cilié du côté du canalicule segmentaire et le reste est formé par un épithélium cylindrique.

En laissant pour l'instant de côté les détails, je me suis convaincu que l'observation de Meyer est juste. Chez *Acanthias* adulte, de même que chez *Squatina*, les canalicules néphrostomiques arrivent à des vésicules ciliées incomplètes qui sont entourées de tissu lymphoïde et ne communiquent pas avec le rein. Semper oppose aux observations que Meyer a faites sur des animaux adultes, ses observations sur des embryons, et chez lesquels le tissu lymphoïde n'est pas encore différencié.

Balfour (1875, 1878) observe que la première trace de système excréteur chez les Elasmobranches se manifeste par la formation d'un bourgeon du mésoderme aux dépens de la masse cellulaire intermédiaire, au niveau de la partie inférieure du cœur. Ce bourgeon représente le pronéphros rudimentaire et forme plus tard l'ouverture péritonéale de l'oviducte. Il s'accroît vers la partie inférieure sous la forme d'un cordon cellulaire (conduit segmentaire). Tandis que celui-ci acquiert une lumière, les *tubes segmentaires* du mésonéphros se forment aux dépens des pièces intermédiaires. Chacun de ces tubes, ouvert dans la partie dorsale de la cavité générale, se dirige vers le conduit segmentaire [1] et s'ouvre dans celui-ci. Chaque tube segmentaire

[1] Uretère primaire.

(canal du mésonéphros) comprend quatre parties : 1) un entonnoir segmentaire et son canalicule ; 2) une vésicule dilatée ; 3) un canal entortillé ; 4) une portion étroite qui s'ouvre dans le canal segmentaire. Ce dernier se divise suivant la longueur en une partie ventrale, canal de Müller, qui formera l'oviducte ou les rudiments de celui-ci chez le mâle et une partie dorsale ou canal de Wolff.

La formation des corpuscules de Malpighi et des canalicules urinaires secondaires, n'est pas clairement exposée. Je reproduis le texte : « The segmental tubes of the mesonephros undergo further important changes. The vesicle at the termination of each peritoneal funnel sends a bud forwards towards the preceding tubulus, which joins the fourth section of it close to the opening into the Wolffian duct. The remainder of the vesicle becomes converted into a Malpighian body. By the first of these changes a tube is established connecting each pair of segmentes of the mesonephros, and though this tube is in part aborted (or only represented by a fibrous band) in the anterior part of the excretory organs in the adult, and most probably in the hinder part, yet it seems almost certain that the secondary and tertiary Malpighian bodies of the majority of segments are developed from its persisting blind end. Each of these secondary and tertiary Malpighian bodies is connected with a convoluted tubulus which is also developed from the tube connecting each pair of segmental tubes, and therefore falls into the primary tubulus close to its junction with the segmental duct. Owing to the formation of the accessory tubuli, the segments of the mesonephros acquire a compound character. »

Dans un segment à peu près développé du mésonéphros, le canalicule qui part de l'entonnoir segmentaire est encore en relation avec le corpuscule de Malpighi. Il n'y a que peu de tubes segmentaires qui continuent à communiquer avec la cavité du corps; les autres ne communiquent pas. Pour l'état adulte, il considère l'observation de Meyer (1875) comme probable. Une grande partie du tube segmentaire avoisinant l'ouverture péritonéale se sépare du reste et se trans-

forme en un organe lymphoïde. Les tubes collecteurs d'un certain nombre de segments inférieurs s'allongent et s'ouvrent séparément dans le cloaque uro-génital, ou bien il se forme un véritable uretère. Cette partie inférieure du rein est probablement équivalente au rein permanent ou métanéphros des Vertébrés amniotes (Kidney proper or metanephros). Les tubes supérieurs de l'organe excréteur primitif conservent leurs relations avec le canal de Wolff et forment le corps de Wolff permanent ou mésonéphros. Chez le mâle les tubes segmentaires supérieurs forment les vaisseaux efférents, qui avant de s'ouvrir dans les tubes du corps de Wolff, se sont réunis dans un canal appelé canal longitudinal du corps de Wolff. De ce dernier canal, part un nombre de conduits égal aux vaisseaux efférents et qui se terminent à des corpuscules de Malpighi. L'auteur croit que le rein des Amniotes ou métanéphros est la partie inférieure du rein primitif ou mésonéphros, différenciée spécialement.

J. W. van Wijhe (1886, 1888, 1889, 1898) fait des études sur le développement de l'appareil excréteur chez des embryons jeunes de *Raia*, de *Pristiurus* et de *Scyllium*. Il constate que les évaginations qui sont l'origine de l'uretère primaire dérivent d'un pli de la somatopleure des parties ventrales des somites (*hypomères*), dans un nombre restreint de segments supérieurs. Il appelle ces conformations : « *pronéphros* » parce qu'elles communiquent avec la cavité générale par plusieurs orifices. Ceux-ci se confondent plus tard. Il décrit comme glomérule du pronéphros (glomus) un cordon qu'il a observé dans la lèvre d'un des orifices primitifs. Il soutient la participation de l'ectoderme à l'allongement de l'uretère primaire (canal du pronéphros). Les évaginations qui sont l'origine des canaux segmentaires sont appelés *tubes du mésonéphros* ; il observe que ces évaginations dérivent des pièces intermédiaires (*mésomères* qui forment le sclérotome et le néphrotome). Après leur séparation des segments primordiaux (épimères) les mésomères ayant l'aspect de cæcums se mettent en relation avec l'uretère primaire, par l'écartement des cellules qui sont en contact. L'auteur a observé aussi de

pareils cæcums dans les segments où se forment les orifices du pronéphros. Par rapport à ces derniers, ils sont plus voisins de la ligne médiane, mais ils sont rudimentaires et se dissocient ensuite. Il conclut que le pronéphros et le mésonéphros ont des origines différentes et ne sont pas des conformations homodynames.

Du fait que l'uretère primaire se divise en canal de Wolff et canal de Müller et que des rudiments de ce dernier existent chez le mâle, l'auteur suppose que les Vertébrés primitifs étaient hermaphrodites.

Quant aux origines les plus éloignées du système excréteur des Vertébrés, Wijhe pense que l'épithélium du procœlome accomplissait primitivement dans la région des mésomères et des hypomères une fonction excrétrice. Le produit d'excrétion était éliminé par les pores abdominaux. Plus tard des évaginations des hypomères se spécialisent comme organes excréteurs : ceux-ci s'ouvrent d'abord à la surface de la peau par un pore et se prolongent ensuite en un conduit qui aboutit au cloaque. Plus tard encore, peut-être en rapport avec l'accroissement du volume du corps, l'activité sécrétrice des mésomères s'est accrue. Elles se trouvaient en contact avec le conduit déjà formé et le produit d'excrétion était éliminé d'abord au travers des lacunes intercellulaires ; ensuite se sont formées des ouvertures.

L'auteur observe, en outre, que les organes excréteurs des Vertébrés apparaissent une fois que leur organisation typique est déjà bien marquée (après le stade acranien). Donc ces organes ne sont pas homologues aux néphridies des Annélides, mais ils ont été acquis pendant l'évolution même du Vertébré, après que le stade acranien eut été dépassé.

Beard (1887) confirme les observations de Wijhe sur l'origine ectodermique de l'uretère primaire chez les Elasmobranches. Il pense que ce conduit était d'abord une gouttière ectodermique dans laquelle se déversaient les néphridies et qui s'est transformée progressivement en un canal fermé dans toute sa longueur.

Laguesse (1891) soutient aussi la participation de l'ectoderme à la formation de l'uretère primaire.

J. Rückert (1891, 1892) étudie les premiers stades du développement de l'appareil excréteur chez les Elasmobranches et ses résultats coïncident généralement avec ceux de Wijhe. Il soutient que l'ectoderme participe non seulement à l'allongement de l'uretère primaire, mais encore à la formation des évaginations qui sont l'origine de celui-ci (pronéphros). Il décrit aussi des glomérules du pronéphros. L'orifice péritonéal définitif de l'uretère primaire provient d'un seul des orifices primitifs ; les autres disparaissent.

L'auteur observe que le pronéphros et le mésonéphros ne sont pas homologues entre eux, pourtant ils se ressemblent par plusieurs points de leur développement et peut-être serait-on autorisé à considérer les canaux du mésonéphros comme une deuxième génération plus perfectionnée de canaux excréteurs, qui apparaissent par rapport au pronéphros, de la même manière que dans le mésonéphros lui-même il se forme des canalicules secondaires, tertiaires, etc., par rapport aux canalicules primaires.

Phylogéniquement, il croit que les Craniotes ont eu primitivement un système excréteur qui s'étendait sur toute la longueur du corps et qui consistait en diverticules mésodermiques réunis à l'ectoderme, de sorte que le cœlome communiquait directement avec la surface du corps (stade Amphioxus). Ce système est maintenant transitoire; il ne se développe que dans la partie supérieure chez les Craniotes (*pronéphros*). La plus grande partie du système se développe cœnogénétiquement et forme l'uretère primaire. Il soutient que ce n'est pas dans le mésonéphros, mais dans le pronéphros qu'il faut voir un système excréteur comparable aux néphridies des Annélides.

Rabl (1896) a suivi le développement du système uro-génital sur des embryons de *Pristiurus melanostomus*. De la même manière que V. Wijhe et Rückert, il appelle « *pronéphros* » les évaginations, origine de l'uretère primaire, et confond les canaux segmentaires et

les canalicules rénaux sous le nom de canaux du rein primitif (Urnierenkanälchen). Contrairement à v. Wijhe et à Rückert il ne constate aucune participation de l'ectoderme à la formation de l'uretère primaire et des évaginations qui sont l'origine de celui-ci. Le pronéphros et le mésonéphros sont des formations purement mésodermiques. *Il nie l'existence des glomérules du pronéphros.*

Il décrit l'évolution du pronéphros de la manière suivante. Dans quatre des segments supérieurs du tronc, du septième au dixième, il se forme des replis solides aux dépens de la partie ventrale du feuillet externe du segment primordial. Ces replis constituent ensemble une masse ayant la forme d'un renflement continu sur ces quatre segments. Les replis se réunissent par leurs terminaisons latérales et la masse cellulaire résultée de leur réunion se continue sous la forme d'un cordon qui s'accroît en bas, au-dessous de l'ectoderme et devient conduit du pronéphros (uretère primaire). A partir du stade de 45 segments, le phronéphros entre en régression et se transforme; son contour total est plus petit et la lumière des segments est plus apparente. Au stade de 62 segments, on observe de chaque côté trois orifices, et ces orifices ne s'ouvrent plus dans la partie ventrale du segment primordial mais dans la cavité générale. Ce fait est dû à l'accroissement de la paroi latérale du segment primordial entre l'ectoderme et la somatopleure, et par ce fait sa limite ventrale se déplace dans la direction dorsale. Plus tard on observe de chaque côté deux orifices séparés par un pont cellulaire très mince. Au stade de 94 segments il y a de chaque côté un orifice. Les deux orifices émigrent de plus en plus ventralement, arrivent sur la face ventrale de l'œsophage et se confondent.

Les canaux du rein primitif (mésonéphros) dérivent de pièces intermédiaires. Celles-ci commencent d'abord par former le sclérotome et par ce fait elles deviennent obliques du haut et de l'extérieur en bas et vers l'intérieur. Elles perdent ensuite la communication avec les segments primordiaux et ont l'aspect de culs-de-sac qui communiquent seulement avec la cavité générale. La paroi latérale

de la pièce intermédiaire est formée par un épithélium haut, composé de cellules cylindriques. La paroi médiane est formée dans sa partie ventrale à côté de l'aorte par un épithélium cubique, mais dans sa partie dorsale les cellules ne sont pas réunies en un épithélium et ont l'aspect de cellules conjonctives embryonnaires. Dans les culs-de-sac dérivés de pièces intermédiaires, la paroi latérale forme non seulement leur fond mais aussi une partie de leur paroi médiane. Comme c'est du fond du sac que se continue la formation du canal rénal, il est très clair que la paroi latérale de la pièce intermédiaire a un rôle beaucoup plus important que la paroi médiane dans la formation du rein. Cette dernière forme seulement le bord médian de l'entonnoir. On trouve de pareils culs-de-sac (canaux du mésonéphros) même dans la région du pronéphros. Les canaux du mésonéphros se dirigent vers le conduit du pronéphros (uretère primaire) ; leur fond élargi se réunit à ce dernier, qui devient conduit du mésonéphros. Chez l'embryon de 17 millimètres, chaque canal du mésonéphros comprend : *a*) une partie remontante ; *b*) une partie moyenne dilatée (vésicule du mésonéphros) ; *c*) une partie descendante. La première partie commence par un entonnoir dans la cavité du corps et se dirige en arrière, en haut et vers l'extérieur. La partie descendante se dirige en bas et communique avec l'uretère primaire.

En ce qui concerne le développement ultérieur, le processus est de plus en plus avancé, au fur et à mesure qu'on se dirige vers la partie inférieure du corps. On distingue trois régions. La première comprend les huit ou neuf segments supérieurs. Cette région est atrophiée chez la femelle : les canaux urinaires ne se développent pas complètement et n'entrent pas en réunion avec l'uretère primaire. Chez le mâle, ces canaux sont complets, mais ils ne se différencient pas aussi loin que ceux des régions suivantes ; ils formeront l'épididyme. La deuxième région comprend les 13 ou 14 segments moyens. La troisième est formée par les 12 segments inférieurs. Il n'y a pas une séparation nette entre ces deux dernières régions. Ce sont elles qui accomplissent la fonction de l'excrétion de l'urine. La deuxième région est

caractérisée par rapport à la troisième, par un développement plus réduit et plus tardif de toutes ses parties.

La partie descendante du canal urinaire se différencie en deux parties : le canalicule entortillé et le canalicule terminal. Les vésicules rénales se transforment en corpuscules de Malpighi (leur paroi dorsale ou médiane est invaginée par un peloton vasculaire). Un canal rénal comprend donc les parties suivantes : *a*) un canalicule qui commence ou non avec un entonnoir, *b*) un corpuscule de Malpighi, *c*) un canalicule entortillé, *d*) un canalicule terminal.

Les canalicules terminaux de la troisième région se comportent particulièrement. Ils s'accroissent suivant la longueur, moins chez la femelle et davantage chez le mâle ; leurs ouvertures dans le canal de Wolff émigrent de plus en plus à la partie inférieure. Dans cette émigration, plusieurs canalicules terminaux peuvent être réunis en un cordon situé à la face dorsale du canal de Wolff. Les canaux de Wolff sont séparés entre eux jusqu'à leur terminaison, où ils se réunissent et se déversent par une papille située sur la paroi dorsale du cloaque.

Rabl considère comme fait secondaire la manière particulière dont se comportent les canaux terminaux de la région inférieure du rein. D'après lui, autant on a le droit de séparer la première région de la deuxième, autant on l'a peu de séparer la deuxième de la troisième. « Les spermatozoïdes sont mélangés avec une certaine quantité d'urine, provenant de la région médiane », tandis que l'urine sécrétée par la région inférieure est séparée de produits sexuels. Il voit tout de même, dans la manière dont se comportent les canaux terminaux inférieurs chez le mâle, une disposition protectrice qui est en rapport le plus intime avec la conservation de l'espèce.

Sur la formation des canalicules rénaux secondaires et de leurs corpuscules de Malpighi, l'auteur ne fournit que des observations incomplètes.

En ce qui concerne le développement des glandes génitales, l'auteur observe que les cellules progerminatives (ovules primordiaux) apparaissent de très bonne heure, bien avant qu'il n'y ait aucune trace de système uro-génital. Ce sont des cellules particulières par leur forme et leur grandeur ; leur protoplasme est riche en granulations. La majorité de ces cellules apparaît dans la splanchnopleure, mais on les trouve aussi dans la somatopleure et dans la partie ventrale de la pièce intermédiaire. Les premières traces des plis génitaux se trouvent chez l'embryon de 78 segments. Ces plis se trouvent au commencement dans la racine du mésentère et s'éloignent plus tard vers l'extérieur, de sorte qu'ils se trouvent sur la face dorsale de la cavité générale, du côté médian par rapport aux entonnoirs.

On observe d'abord des cellules progerminatives aussi bien sur la face médiane que sur le bord libre du pli, mais plus tard on ne les observe que sur la face latéro-dorsale. Donc, les cellules progerminatives sont très dispersées au commencement et se concentrent ensuite dans une région délimitée.

Rabl remarque que chez les Elasmobranches, le pronéphros n'est pas un organe fonctionnel, probablement parce que l'embryon quitte l'œuf dans un état parfait, tandis que les autres Anamniotes quittent l'œuf à l'état de larve ou dans un état plus éloigné de l'adulte. Tandis que, chez les Elasmobranches le mésonéphros se forme après que le pronéphros soit entré en régression, chez les Amphibiens et les Téléostéens, le pronéphros se trouve encore en activité fonctionnelle longtemps après la formation du mésonéphros. En passant du pronéphros au mésonéphros et de celui-ci au métanéphros, les glomérules et les canalicules rénaux perdent en volume, mais leur nombre devient de plus en plus considérable. Les trois formes du rein diffèrent aussi en ce qui concerne la structure fine de l'épithélium des canaux : la grandeur relative des cellules excrétrices s'accroît du pronéphros au métanéphros. Il y a dans le cours du développement phylogénique des Vertébrés un changement de l'organe urinaire ; d'abord

au stade intermédaire entre les Acraniens et les Craniotes et ensuite au stade entre les Anamniotes et les Amniotes.

Pour qu'il soit possible que dans le cours de la phylogénèse, un organe soit appelé à remplacer un autre, il faut qu'il existe déjà comme organe accessoire à côté de l'ancien, de sorte qu'il y aura une continuation. Le mésonéphros, par conséquent, devrait apparaître au moment où le pronéphros se trouve à son développement maximum et non quand il est déjà en régression. Le même fait doit se passer pour le changement entre le mésonéphros et le métanéphros. Si le développement du système rénal chez les Elasmobranches n'est pas une représentation fidèle du développement phylogénique, cela tient à ce que le pronéphros entre en régression de très bonne heure et non à ce que le mésonéphros apparaît tard (?).

Critique. — Le mémoire de Rabl est sans doute une contribution des plus remarquables à l'étude du développement du système génito-urinaire et il éclaircit plusieurs points relatifs au développement de ce système chez les Elasmobranches ; malheureusement ses études sont limitées à peu près à une seule espèce et à des stades très jeunes. L'étude des adultes lui aurait permis d'accorder une importance plus grande à la distinction entre la deuxième et la troisième région du rein, et de connaître mieux les différences entre les deux sexes. Je ne crois pas qu'il ait vu, dans le canal de Wolff, des spermatozoïdes mélangés avec de l'urine sécrétée dans la deuxième région du rein. L'auteur exagère sans doute, en affirmant assez souvent que la vésicule moyenne du canal segmentaire se transforme complètement en corpuscule de Malpighi primaire. Il me semble, que si l'on veut être rigoureux dans le choix des différents termes de la nomenclature, il faut plutôt faire une distinction entre un canal segmentaire ou simplement un cæcum cœlomique et un canalicule rénal, qu'entre un canalicule rénal des Elasmobranches (mésonéphros) et un canalicule rénal des Amniotes (métanéphros). On ne peut accorder aucune valeur aux différences que l'auteur essaie d'établir entre

les diverses catégories de reins, en se basant sur la taille, sur le nombre et sur la structure des glomérules et des canalicules. De pareils perfectionnements peuvent s'accomplir aussi bien dans des organes de même valeur morphologique que dans un même organe pendant son développement. Ainsi, les premiers corpuscules de Malpighi, formés dans le rein des Elasmobranches, sont plus grands que ceux qui se forment ensuite. On constate des différences de structure entre les canalicules du rein d'un Oiseau et celui d'un Mammifère et pourtant ces organes sont considérés comme ayant la même valeur morphologique.

Schneider (1897), croyant qu'il existe une communication entre la cavité générale et le rein, chez les Elasmobranches, avec les canalicules néphrostomiques persistants, et justement par l'intermédiaire de ces derniers, choisit un de ces animaux, *Squatina angelus*, pour voir si l'épithélium de certaines régions des canalicules rénaux peut être phagocytaire. Il injecte dans la cavité générale de deux individus de cette espèce (un mâle de 60 centimètres de longueur et une femelle de 35 centimètres de longueur) de l'encre de Chine mélangée avec un peu de poudre de carmin. Il espérait pouvoir étudier les réactions des cellules épithéliales rénales sur ces produits. En sacrifiant les animaux, quelques jours après l'injection, au lieu de trouver les particules de substances injectées dans les canalicules rénaux, il les trouve, au contraire, ramassées dans des vésicules situées entre les segments du rein sur sa face ventrale. Les vésicules sont tapissées par un épithélium cilié, qui est moins haut que l'épithélium vibratile des canalicules néphrostomiques. Du côté latéral de chacune de ces vésicules se trouve une masse cellulaire solide et arrondie. L'auteur croit que ces masses sont des corpuscules de Malpighi rudimentaires, et que les vésicules sont les pavillons internes des conduits segmentaires (?). Les cellules qui composent les masses solides sont : a) *des leucocytes* émigrés de la cavité générale ; b) *des hématies* à l'état normal ou en dégénérescence (corpuscules de couleur jaune-orangé) ; c) *des cellules non phagocytaires* appartenant au glo-

mérule rudimentaire. La masse cellulaire est enveloppée par une capsule de tissu conjonctif. L'auteur croit qu'une phagocytose a lieu dans les vésicules. Les corpuscules étrangers sont retenus par les phagocytes. Donc d'après Schneider, les vésicules et les masses cellulaires sont des organes phagocytaires au sens large du mot, la phagocytose étant effectuée par des cellules qui dérivent d'autres organes.

Cette étude de Schneider montre pour la deuxième fois, après Meyer (1875), que les canalicules néphrostomiques et les vésicules auxquelles ils aboutissent ne communiquent pas avec le rein; mais l'auteur ne connaît pas la signification des organes phagocytaires qu'il a décrits.

F. Guitel (1897, 1900) fait des observations très minutieuses et très exactes sur les entonnoirs et les canalicules néphrostomiques chez plusieurs Elasmobranches : *Acanthias vulgaris* ♂ et ♀, *Scyllium canicula* ♂ et ♀, *Scyllium catulus* ♂ et ♀, *Squatina angelus* ♀ et *Centrina Salviani* ♀. Ses observations ont été facilitées en imprégnant le péritoine par le liquide de Flemming. Il résulte qu'il y a des différences suivant les espèces, suivant les individus, suivant la région du corps, suivant l'âge et suivant le sexe.

Redeke (1898, 1899) fait des recherches anatomiques sur le système uro-génital des Elasmobranches (plusieurs Squales et Raies, *Chimaera* et *Callorhynchus*). Il divise le rein en trois zones : craniale, médiane et caudale. L'auteur apporte quelques observations nouvelles et justes, mais en général ses observations ne sont pas complètes : il ne tient pas suffisamment compte de l'état jeune et de l'état adulte. Il dit que le système génito-urinaire des Holocéphales est primitif et qu'un rein génital n'est pas différencié chez ces animaux. Je crois qu'il a eu à sa disposition des animaux jeunes, car pour l'état adulte, je n'ai aucun doute que les observations de Hyrtl n'aient été justes.

Haller (1902) étudie le rein sur des embryons et sur des individus jeunes d'*Acanthias vulgaris*. Il dit qu'une métamérie primaire du

rein n'existe qu'ontogénétiquement. Les segments primaires se composent chacun d'un entonnoir, d'un conduit de l'entonnoir, d'un glomérule contenu dans la capsule cœlomique et d'un canal segmentaire (c. rénal). Le rein définitif de l'*Acanthias* est composé de segments secondaires ; la majorité de ceux-ci ont chacun six glomérules et autant de canaux segmentaires ; pourtant à chaque segment secondaire, il ne correspond qu'un seul entonnoir segmentaire, dont le canalicule est en relation avec un des canalicules rénaux.

Le premier segment secondaire du rein est peu développé et correspond au deuxième segment du corps. Le second segment rénal possède un seul glomérule, le troisième quatre. Les autres segments, du quatrième au vingt-neuvième, ont chacun six glomérules ; enfin correspondant aux derniers segments du corps : du trentième au trente-septième, on trouve les quatre derniers segments rénaux, qui probablement sont tertiaires et proviennent chacun de la réunion de deux segments secondaires. Chez le mâle, les dix premiers segments rénaux sont en relation avec le testicule par l'intermédiaire des canaux des entonnoirs transformés en vaisseaux efférents ; ces segments constituent ensemble la partie du rein appelée par Semper glande de Leydig (?) ; toutefois chez *Acanthias*, il n'y a aucun motif pour employer cette dénomination.

Le conduit excréteur des deux premiers segments tertiaires se déverse dans le canal de Wolff ; les autres segments tertiaires ont des canalicules terminaux complètement émancipés du canal de Wolff. Les segments tertiaires forment ensemble la partie considérée par Balfour comme le précurseur du métanéphros.

L'épithélium des canalicules terminaux (collecteurs) ressemble à celui du canal de Wolff. La partie ventrale de chaque segment du rein est caractérisée par un tissu lymphoïde épais, qui entoure les glomérules et une partie des canalicules rénaux.

L'auteur constate que le trajet du canalicule rénal se subdivise en cinq zones : *a*) la première fait suite au pavillon interne; elle est caractérisée par un épithélium cylindrique haut et cilié qui devient

de plus en plus court et raccourcit ses cils; *b*) la deuxième zone est caractérisée par des cellules cubiques sans cils. Ces cellules ont le noyau plus ou moins rond et sont glandulaires. Leur surface libre ne porte aucune bordure en brosse et n'est recouverte d'aucune cuticule; le protoplasma présente une striation longitudinale ; après la sécrétion les cellules sont basses, les noyaux aplatis, le protoplasma basal est épais et coloré tandis qu'au-dessus du noyau il est incolore. Le produit d'excrétion se compose de fins granules. On observe intercalées entre les cellules glandulaires, des cellules étroites avec le noyau mince et allongé. Ces cellules se rencontrent aussi dans la première et dans la quatrième zones. Il s'agit très probablement de cellules glandulaires vieillies. Cette partie du canalicule pénètre ou passe au voisinage d'un peloton qui se trouve à la face ventrale du rein correspondant à chaque glomérule. Ces pelotons sont formés dans leur plus grande partie par la quatrième zone du canalicule rénal. *c*) La troisième zone est la plus développée et se trouve dans la moitié dorsale du segment. Elle est caractérisée par ses belles et grandes cellules glandulaires cylindriques, à noyaux grands et ronds et à corps cellulaire clair. Au-dessous du noyau le protoplasma apparaît strié, au-dessus, au contraire, il est plutôt finement granuleux ; tout à fait vers la lumière le protoplasma est plus condensé et plus colorable et enfin les cellules possèdent la bordure en brosse caractéristique. Il semble que la bordure n'apparaît que lorsque les cellules remplissent complètement leur fonction, parce que même chez les grands embryons elle n'existe pas. La lumière du canalicule dans la troisième zone dépasse de beaucoup celle des autres zones. *d*) La quatrième zone est semblable comme structure à la deuxième. Le peloton formé par la quatrième zone se continue avec *e*) la cinquième région du canalicule rénal, caractérisée par un épithélium composé de cellules cubiques de faible hauteur. Les parties terminales de la dernière région des canalicules rénaux d'un segment se réunissent dans un conduit commun qui s'ouvre dans le canal de Wolff.

Parallèlement avec le développement du rein, certains canalicules entrent en régression et forment les corps surrénaux et interrénaux. Le tissu lymphoïde qui caractérise la face ventrale du rein provient aussi des canalicules rénaux en régression et les leucocytes, loin de dériver de ces cellules pseudolymphatiques, les digèrent au contraire.

Critique. — L'auteur ne connaît pas la glande de Leydig. On voit d'après ses descriptions qu'il n'a observé ni les vésicules auxquelles aboutissent les canalicules néphrostomiques ni les corpuscules de Malpighi primaires. Je n'ai jamais constaté la réunion d'un canalicule néphrostomique (canalicule du pavillon) et d'un canalicule urinaire, comme on la voit dans la figure 6, planche XV et d'autre part à la page 293 du mémoire de Haller. De même, je n'ai pas constaté la réunion des parties initiales des deux canalicules urinaires comme on la voit dans sa figure 11, planche XVI. La partie du rein, qu'il appelle métanéphros, correspond à un nombre plus grand de segments.

Un segment du rein n'envoie jamais une partie de ses canalicules dans un canal collecteur, et l'autre partie dans un autre; au contraire, deux ou trois canalicules collecteurs appartenant à des segments différents peuvent se réunir. Je ne me suis pas occupé particulièrement des corps surrénaux et interrénaux, mais je puis affirmer que ce n'est pas des canalicules urinaires en régression qu'ils proviennent. Il en est de même pour le tissu lymphoïde.

A part ces faits, le travail contient d'excellentes parties. Pour la première fois les zones du canalicule rénal des Elasmobranches sont délimitées et les observations cytologiques sont tout à fait remarquables. Je retiens surtout comme très importante, la similitude entre la cinquième région du canalicule rénal et le canal de Wolff. Enfin, l'auteur voit avec raison dans la partie inférieure du rein qu'il appelle métanéphros, le représentant du rein persistant des Amniotes.

Les divergences que nous constatons entre divers auteurs tiennent,

en partie, à ce que le système uro-génital des Elasmobranches présente de grandes variations et de grandes différences entre l'état embryonnaire et l'état adulte.

L'étude de cette question est encore rendue difficile parce que la nomenclature de différentes parties n'est pas uniforme. Ainsi par exemple l'uretère primaire est appelé : canal du pronéphros, canal du rein primitif, canal de Wolff ou canal segmentaire. Le terme de *canal segmentaire*, en dehors de son acception propre, est encore employé pour l'uretère primaire (Balfour), pour la partie initiale du canal segmentaire (Semper), pour le canalicule rénal primaire ou la partie terminale de celui-ci (Haller).

Au commencement de la partie suivante, j'indique les termes que j'ai choisis dans l'exposé de mes observations.

Dans les descriptions, je suppose l'animal placé verticalement, la tête en haut et la face ventrale en avant; donc, les différents termes de situation et d'orientation sont ceux employés dans le Traité de Zoologie concrète de MM. Delage et Hérouard.

TROISIÈME PARTIE

Observations embryogéniques, anatomiques et histologiques sur le système uro-génital des Elasmobranches.

CHAPITRE PREMIER

DÉVELOPPEMENT

§ 1. *Considérations générales*

Une notion exacte de la morphologie du système uro-génital des Elasmobranches ne peut s'acquérir qu'en étudiant ses différentes parties à tous les stades : stade embryonnaire, stade jeune et stade adulte. L'étude de l'appareil excréteur de ces animaux permet de distinguer aussi bien dans l'ontogénie que dans la phylogénie des Vertébrés les trois stades suivants :

1° *Un stade primitif pendant lequel l'appareil excréteur ressemble aux néphridies des Annélides.* Pour rappeler cette analogie, j'ai nommé ce stade *néphridioïde.* Ce fait ne nous oblige nullement à croire que les Vertébrés dérivent des Annélides, mais il est possible que dans des conditions physiologiques semblables, des organes semblables puissent se trouver chez des animaux différents. L'appareil excréteur au stade néphridioïde est caractérisé par sa communication avec la cavité générale; chez les Elasmobranches il est représenté par les parties suivantes :

A. Les évaginations qui se forment aux dépens du feuillet pariétal du mésoderme à la base de quelques segments primordiaux supérieurs (le pronéphros des auteurs) et l'*uretère primaire* qui prolonge en bas les fonds réunis et confondus de ces évaginations ;

B. Les canaux segmentaires; ceux-ci ont une ébauche double. Des *tubes ou vésicules cœlomiques,* dérivés des pièces intermédiaires (communications des segments primordiaux) et surtout aux dépens de leur feuillet externe, après leur séparation des segments primordiaux, se dirigent vers l'uretère primaire et se terminent en ampoule. Au point de contact, les parois de l'ampoule et de l'uretère primaire bourgeonnent toutes deux. Je dois remarquer que le bourgeonnement de l'ampoule est plus précoce et toujours plus important que celui de l'uretère primaire. La croissance en sens contraire de ces bourgeons a pour effet d'éloigner l'ampoule de l'uretère primaire. Au contact des bourgeons, on constate un pont cellulaire plein, constitué par la soudure de leurs extrémités. Ce pont cellulaire plein se creuse d'une lumière et alors nous sommes en présence d'un canalicule de réunion entre le tube cœlomique et l'uretère primaire. Le canal segmentaire maintenant formé, arciforme, comprend donc : *a*) une partie ascendante formée par le tube cœlomique différencié en *canalicule néphrostomique* et en *vésicule moyenne ; b*) une partie descendante qui est le *canalicule de réunion.* La vésicule moyenne est donc l'ampoule du tube cœlomique provenant de la pièce intermédiaire; le canalicule néphros-

tomique est sa partie plus étroite en communication avec la cavité générale où il commence par un entonnoir dont l'ouverture est un néphrostome. Les canaux segmentaires établissent donc une communication entre la cavité générale et l'uretère primaire. Celui-ci peut être appelé à ce stade canal collecteur des canaux segmentaires.

L'excrétion s'effectuait primitivement par des cellules de la cavité générale. L'appareil excréteur tel qu'il s'individualise d'abord ressemble aux néphridies : stade néphridioïde. Les Elasmobranches présentent ce stade d'une manière tout à fait nette à des états embryonnaires très jeunes. Quelques-uns présentent des rudiments non transformés et non atrophiés même à l'état adulte (entonnoirs segmentaires et canalicules néphrostomiques). L'excrétion telle qu'elle s'effectue par l'appareil excréteur au stade néphridioïde peut se décomposer en deux actes différents : *a*) un acte cellulaire accompli par les éléments d'une certaine région de ses canaux; *b*) l'entraînement des produits de déchet par un liquide de la cavité générale dans un courant provoqué par l'action ciliaire de l'entonnoir et du canalicule néphrostomique. Produits cellulaires et liquide cœlomique suivent ensuite la voie du canal collecteur longitudinal (uretère primaire) jusqu'à l'extérieur. Mais je rappelle que chez les Elasmobranches actuels, il n'y a plus que des vestiges de cette fonction ; le stade néphridioïde complet n'est plus ici en effet qu'un stade transitoire. Je me refuse à nommer un pareil stade pronéphros ou mésonéphros. Les termes de pronéphros, mésonéphros et métanéphros ont aujourd'hui l'acception d'appareils différents, qui se succèdent dans le temps et qui n'ont rien de commun entre eux; tandis que, pour ma part, je considère l'appareil excréteur, une fois individualisé, le même aussi bien dans l'ontogénie que dans la phylogénie des Vertébrés; c'est un appareil à origine double présentant une ébauche distincte pour ses deux parties essentielles : *a*) une partie chargée spécialement de la sécrétion et *b*) une partie chargée spécialement de l'excrétion (évacuation). Avec le perfectionnement de l'organisme,

l'appareil excréteur se modifie et se perfectionne aussi ; il acquiert sa structure définitive, mais, en outre, il peut subir le contre-coup d'autres organes avec lesquels il présente des relations et modifier spécialement certaines de ses parties. Le rein est le stade ultime de l'appareil excréteur ; celui-ci est composé alors de canalicules différenciés en plusieurs régions et commençant par des corpuscules de Malpighi, sans aucune relation avec la cavité générale. J'ai appliqué le nom de néphridioïde au stade primitif de l'appareil excréteur, caractérisé au contraire par ses larges orifices dans la cavité générale. Cette appellation est destinée en même temps à nous garder de le confondre avec les néphridies des Annélides, dont chacune s'ouvre directement à l'extérieur. Le développement lui aussi en est différent, l'ectoderme participe à leur formation, tandis que le néphridioïde est une formation purement mésodermique.

2° Parallèlement au perfectionnement de l'organisme, l'appareil excréteur se différencie davantage et les conditions physiologiques de l'excrétion se modifient. Le liquide extravasé du sang, qui sert à entraîner les produits d'excrétion, ne tombe pas dans le cœlome entier, mais dans des parties de celui-ci, qui s'en séparent et s'en émancipent complètement. Ces parties spécialisées du cœlome sont les cavités des corpuscules de Malpighi, dans lesquels proéminent des glomérules. *Le rein* est le stade de l'appareil excréteur complètement émancipé du cœlome ; il se compose de canalicules différenciés en plusieurs régions, qui commencent par des corpuscules de Malpighi et se déversent dans l'uretère par l'intermédiaire des canalicules collecteurs. Le rein dérive du néphridioïde même (canaux segmentaires). Seulement, je dois ajouter qu'une partie de celui-ci, celle qui établit la communication avec la cavité générale (canalicule néphrostomique), devenue sans utilité, s'atrophiera plus tôt ou plus tard, ou bien sera modifiée ou employée pour des fonctions nouvelles (vaisseaux efférents), conformément aux lois morphologiques les plus élémentaires.

Les Elasmobranches présentent dans leur ontogénie le passage

entre les canaux segmentaires et le rein de la manière la plus évidente.

3° Enfin une condition physiologique nouvelle, apparue plus tard chez un grand nombre de Vertébrés (Elasmobranches, Amphibiens et Amniotes) entraîne des changements nouveaux. *Les glandes génitales emploient, comme voie d'évacuation de leurs produits, l'uretère primaire et même une partie des canalicules rénaux qui conservent des relations avec les canalicules néphrostomiques correspondants.*

Des modifications surviennent alors aussi bien dans l'uretère primaire que dans le rein lui-même. Le premier se scindra en trois autres canaux, mais le processus de division est différent chez le mâle et chez la femelle. Les dérivés de l'uretère primaire chez la femelle sont : le canal de Müller, le canal de Wolff et l'uretère définitif ; chez le mâle : des rudiments de canal de Müller, le canal de Leydig et l'uretère définitif. Le canal de Müller sert pour l'évacuation des ovules; le canal de Leydig pour l'évacuation des spermatozoïdes. Les ovules tombent d'abord dans la cavité générale et c'est ensuite qu'ils pénètrent dans les canaux de Müller. Ceux-ci ont conservé des uretères primaires leur partie supérieure complète et par conséquent la communication avec la cavité générale. Les spermatozoïdes suivent une voie plus complexe.

Un certain nombre de canalicules néphrostomiques supérieurs persistent, entrent en relation avec le testicule et n'ont plus aucune communication avec la cavité générale *(vaisseaux efférents)*. Puis, ces mêmes canalicules restent en communication par l'autre extrémité avec un nombre correspondant de canalicules rénaux supérieurs et par l'intermédiaire de ceux-ci, avec le canal de Leydig qui devient spermiducte. Le rein sera profondément modifié par ses rapports nouveaux. Les segments inférieurs se spécialisent pour l'excrétion, prennent un grand développement et leurs canaux collecteurs se séparent du canal de Leydig; ils s'ouvrent soit séparément, soit réunis par leurs extrémités en un canal commun : l'uretère définitif.

Les segments rénaux qui reçoivent les vaisseaux efférents constituent l'*épididyme* proprement dit. Ces segments, de même qu'un certain nombre de segments plus inférieurs qui n'ont pas perdu leurs relations avec le canal de Leydig, se transforment en *glandes accessoires de l'appareil génital* et sécrètent un liquide servant de véhicule et de milieu trophique aux spermatozoïdes. Comme cette partie supérieure du rein a changé de fonction, on conçoit facilement qu'il s'y produise une atrophie des corpuscules de Malpighi et une modification des caractères histologiques des canalicules de l'organe.

Chez la femelle, le rein lui-même ne contracte aucun rapport avec les glandes génitales. Malgré cela, les segments inférieurs du rein se développent davantage et séparent leurs canaux collecteurs, de la même manière que chez le mâle. La partie supérieure, correspondant à la partie modifiée chez le mâle (corps de Wolff) entre en régression. De la même manière, le canal de Müller n'est représenté que par des rudiments chez le mâle.

Ces changements sont plus ou moins accentués dans les différents groupes des Vertébrés où de tels rapports s'établissent. C'est le groupe des *Elasmobranches*, qui nous montre la succession de ces trois stades avec la plus grande netteté. D'une part, ils présentent l'état néphridioïde (canaux segmentaires) plus nettement que n'importe quel autre groupe de Vertébrés. D'autre part, ils sont parmi ceux-ci, les animaux les plus primitifs chez lesquels les glandes génitales entrent en relation avec le rein et son uretère primaire et alors la série des changements se montre d'une façon très manifeste. Chez les Elasmobranches la division de l'uretère primaire est tout à fait nette. Chez les plus primitifs d'entre eux, ce n'est qu'à l'état adulte (en relation avec la maturité sexuelle), qu'on constate la modification du rein supérieur.

Les études récentes sur le développement du système uro-génital des Elasmobranches, contiennent un grand nombre d'observations très justes, mais elles sont incomplètes et prêtent quelquefois à des confusions.

On trouve des détails sur la formation des évaginations du feuillet mésodermique pariétal, sur leur continuation avec l'uretère primaire (canal du rein précurseur et canal du rein primitif), sur la division de celui-ci en un canal de Wolff et un canal de Müller. Mais d'après ces travaux, les canaux segmentaires proviendraient seulement des pièces intermédiaires qui s'unissent à l'uretère primaire, sans que ce dernier y participe aucunement. Ces canaux sont appelés à tort canaux du mésonéphros, dénomination appliquée aussi aux canalicules du rein des Elasmobranches, pour les distinguer des canalicules rénaux des Vertébrés supérieurs, dits canaux du métanéphros.

On nous dit aussi que la vésicule moyenne se transforme complètement en corpuscule de Malpighi primaire et que ce corpuscule et par suite le rein reste en communication avec la cavité générale. Enfin, ce serait du premier corpuscule de Malpighi que proviendraient les autres canalicules rénaux. La transformation de la partie supérieure du rein est méconnue et on admet que le canal de Leydig (Wolff), évacue en même temps de l'urine et des spermatozoïdes.

Dans mes recherches sur le développement du système uro-génital des Elasmobranches, j'ai porté l'attention sur les faits suivants : *a*) la participation de l'uretère primaire à la formation des canaux segmentaires ; *b*) la formation du rein aux dépens des canaux segmentaires : formation du premier corpuscule de Malpighi, formation des autres canalicules rénaux secondaires, tertiaires, etc., et de leurs corpuscules de Malpighi ; *c*) les différences et les changements en rapport avec l'âge et avec le sexe.

Je me suis adressé à des embryons relativement jeunes, à des embryons plus avancés, à des animaux jeunes et à des adultes. Pour les embryons j'ai eu sous la main le matériel qu'on peut trouver à la station zoologique de Roscoff, aux mois de juillet, d'août et de septembre ; embryons d'*Acanthias vulgaris*, *Scyllium canicula* et *catulus*, *Mustelus vulgaris*, *Raia clavata* et *asterias*. Ce sont surtout les embryons d'*Acanthias vulgaris* qu'il est facile de se pro-

curer. J'aurais désiré suivre de préférence le développement sur des embryons de *Squatina*, étant donné, qu'à mon avis, c'est le Sélacien dont l'organisation est la plus primitive. Malheureusement, je n'ai trouvé que des embryons très avancés, qui au moment de la naissance avaient une longueur de 24 à 27 centimètres. Mais *Acanthias* est, à ce point de vue, tout à fait voisin de *Squatina*. C'est surtout chez ces deux types que les traces de canaux segmentaires persistent avec la plus grande évidence. Pour les stades tout à fait jeunes, j'ai restreint mes recherches, car on trouve, surtout dans le mémoire de Rabl (1896), des données remarquables, relativement à ce sujet. J'ai été particulièrement attentif, à partir du moment où les pièces intermédiaires arrivent au contact de l'uretère primaire. Rabl n'insiste pas suffisamment sur ce point. En un endroit de son mémoire, il dit qu'on observe dans le canal du rein primitif (uretère primaire) une alternance de parties renflées et de parties étroites et il explique l'existence de ces dernières par la pression qu'exercent les pièces intermédiaires arrivées au contact du canal du rein primitif. En un autre endroit il dit, au contraire, que ce sont les parties renflées qui sont en contact avec les pièces intermédiaires (canaux du rein primitif). L'une et l'autre de ces deux observations trouvent leur justification. Le tube cœlomique, dérivé de la pièce intermédiaire, arrive au contact de l'uretère primaire, mais sans exercer d'abord aucune pression sur lui, qui ne présente donc rien de particulier à ce niveau. La paroi ventrale du tube cœlomique forme une évagination qui presse sur l'uretère primaire ; mais c'est à ce niveau même, que la paroi de celui-ci sera ensuite renflée parce qu'elle bourgeonnera aussi, pour se réunir avec l'évagination qui prolonge le fond du tube cœlomique.

Il est relativement difficile d'observer nettement la participation de l'uretère primaire à la formation des canaux segmentaires. La partie provenant de celui-ci se forme généralement plus tard que l'évagination produite par le tube cœlomique ; ce n'est qu'après le contact avec celle-ci, que la paroi de l'uretère primaire commence à bourgeonner.

Les bourgeons sont d'abord pleins et obliques par rapport à l'axe du canal. On trouve en outre des preuves en faveur de la participation de l'uretère primaire à la formation de la partie terminale du canal segmentaire, dans l'aspect de sa lumière et dans de légères différences d'aspect et de colorabilité des cellules.

Il ne m'a pas été possible d'avoir une suite ininterrompue de stades dans une même espèce. Comme je me suis adressé à des stades différents chez divers animaux, je décrirai d'abord mes observations sur les différents cas particuliers et je formulerai seulement à la fin mes conclusions.

§ 2. — *Technique*

Le liquide fixateur que j'ai employé le plus souvent dans mes recherches et qui m'a donné les meilleurs résultats c'est le formol picro-acétique de Bouin :

Formol à 40 %	10 parties
Acide picrique, sol. sat. aq.	30 —
Acide acétique cristallisable.	2 —

Fixation de 6-24 heures, suivant la grosseur de la pièce. Avant de monter les pièces il est nécessaire de les laver longtemps dans l'alcool (deux ou trois jours) et cela surtout pour les embryons.

Pour les embryons assez grands et pour les animaux développés il est très utile d'éliminer le péritoine de la surface de la pièce à fixer. Pour les dissections, je me suis très bien trouvé de laisser séjourner les pièces deux ou trois jours dans une solution de formol à 2 % ; elles acquièrent ainsi une certaine consistance, ce qui rend la préparation plus facile.

§ 3. — *Observations*

Acanthias vulgaris 0,cm.65. J'ai constaté de chaque côté un bourgeon cellulaire plein, formé par le feuillet mésodermique pa-

riétal, immédiatement au dessous des pièces intermédiaires (à peine indiquées) dans quatre segments supérieurs du corps : du septième au dixième.

Cette description concorde avec l'observation de Laguesse (1891) sur un embryon de la même espèce ayant 0,cm.8 de longueur. Le bourgeon cellulaire est plus développé vers son milieu où il a une hauteur de 0,mm.7 et arrive au contact de l'ectoderme. Il se continue vers le bas par un cordon plein, ayant une longueur de 1 millimètre et dont l'épaisseur diminue de plus en plus. Ce cordon est situé en dehors de la lame mésodermique pariétale, au contact de l'ectoderme, mais sans être confondu avec celui-ci. Il représente l'uretère primaire. On n'observe encore aucune excavation dans la base du bourgeon vers la cavité générale. Celle-ci est en continuité avec la cavité des segments primordiaux, donc à ce moment il n'y a aucune indication d'organes segmentaires. J'ai observé, aussi bien dans la somatopleure que dans la splanchnopleure et de chaque côté en bas du bourgeon, quelques cellules, un peu plus grandes et un peu plus arrondies que les autres, ayant leur protoplasma moins coloré et le noyau plus grand. Ce sont des cellules progerminatives.

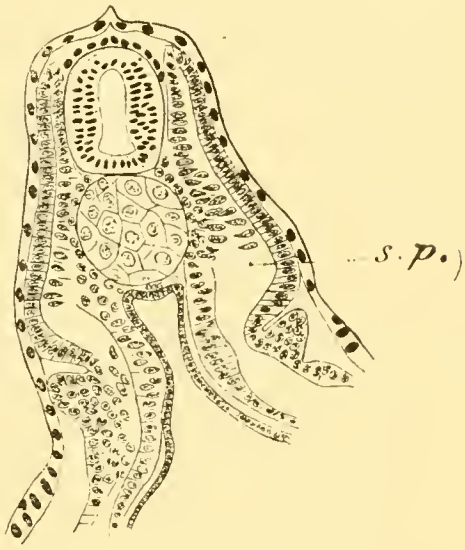


Fig. 1. *Acanthias vulgaris* 0,cm65. Coupe transversale par le neuvième segment du corps.

De cet embryon j'ai figuré (fig. 1) une coupe par le neuvième segment du corps (le troisième qui participe à la formation du bourgeon décrit). L'intestin n'est pas encore fermé, il est encore en partie étalé sur le vitellus.

Acanthias vulgaris 0,cm.9. Le bourgeon cellulaire du stade précédent se présente maintenant sous la forme de deux évaginations du feuillet mésodermique parietal. Ces deux évaginations séparées à

leur base vers la cavité générale, sont au contraire confondues vers l'extérieur et la partie commune se continue en bas avec l'uretère primaire qui s'est creusé aussi d'une lumière. L'artère vitelline est déjà bien développée. Elle part du côté droit de l'aorte, au niveau des évaginations mésodermiques pariétales correspondantes, par trois branches qui se réunissent tout de suite. Les segments primordiaux communiquent encore largement avec la cavité générale et des canaux segmentaires n'existent donc pas encore. La lame externe de la pièce intermédiaire est épithéliale, la lame interne est confondue avec le sclérotome auquel elle donne naissance. De la même manière que chez l'embryon précédent, j'ai observé un certain nombre de cellules progerminatives.

Acanthias vulgaris 1.cm.2. L'uretère primaire commence par quatre orifices dans la cavité générale. Les parois de séparation entre ces orifices sont tout à fait réduites, de sorte qu'à une très courte distance vers l'extérieur on observe une lumière commune.

Le canal s'étend sur toute la longueur du corps jusqu'au cloaque, mais sans être encore confondu par son extrémité terminale avec la paroi de celui-ci. La lumière du canal est partout circulaire, elle est plus réduite vers sa partie inférieure. La cavité générale ne communique plus avec la cavité des segments primordiaux.

Les pièces intermédiaires sont déjà séparées de ceux-ci par le processus bien décrit par Rabl. Nous sommes donc en présence du premier pas vers la formation des canaux segmentaires. Les pièces intermédiaires ont maintenant la forme de culs-de-sac ou tubes cœlomiques, dirigés de la partie interne à l'extérieur et vers la face dorsale. Ces cæcums ou tubes cœlomiques, arrivent déjà au contact de l'uretère primaire par leur extrémité terminale, plus renflée. Leur paroi externe est formée par un épithélium bien délimité; la paroi interne est au contraire mal délimitée et confondue avec le sclérotome. L'artère vitelline se trouve du côté droit de l'embryon, elle est formée à son origine par trois branches aortiques qui se réunissent après un très court trajet.

Au même niveau, du côté gauche, on constate aussi trois branches aortiques mais à peine indiquées et déterminant une petite proéminence dans la cavité générale. On observe de nombreuses cellules progerminatives dans le mésentère et surtout sur le fond de la cavité générale entre le mésentère et l'uretère primaire.

Acanthias vulgaris, 1,cm.6. L'uretère primaire commence par trois orifices péritonéaux. Le premier, plus allongé, provient sans doute par le fusionnement des deux premiers orifices que nous avons constaté au stade précédent. Les deux autres sont plus distincts et à leur niveau la lumière du canal est plus développée.

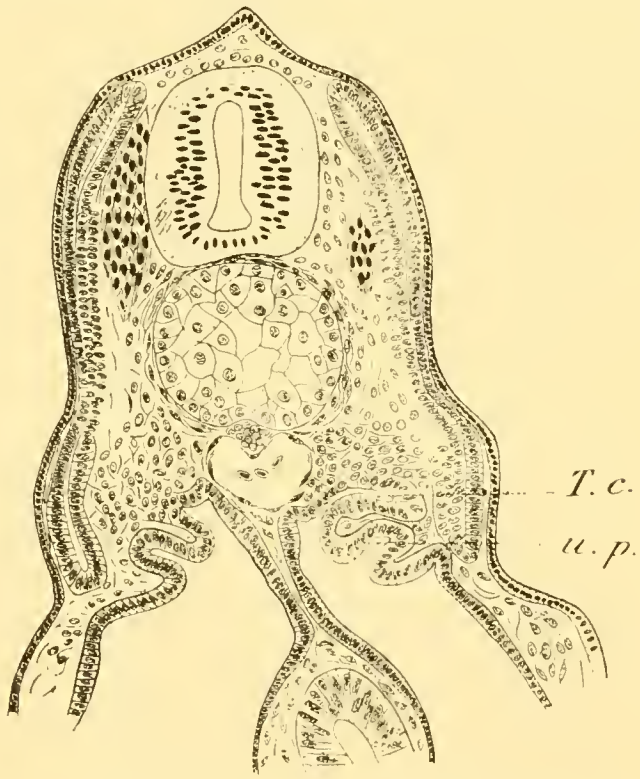


Fig. 2. *Acanthias vulgaris* 1, cm. 6. Coupe transversale par le dixième segment du corps.

Les canaux segmentaires commencent à se former à partir du segment qui contient le dernier orifice de l'uretère primaire. Dans les segments supérieurs par rapport à celui ci, les tubes cœlomiques sont peu indiqués, étant en train de disparaître. Leur épithélium, de faible hauteur, est désagrégé et ressemble au tissu mésenchymateux. Dans les segments inférieurs, on constate au contraire que les tubes cœlomiques dérivés des pièces intermédiaires, arrivent par leur extrémité terminale renflée en contact avec l'uretère primaire mais sans se confondre avec la paroi de celui-ci. Le contour de l'uretère primaire est partout circulaire.

On observe des cellules progerminatives aussi bien dans la somatopleure que dans la splanchnopleure. J'ai figuré de cet embryon une coupe transversale par le dixième segment du corps (Fig. 2). On voit

à droite, dans le même segment, le dernier orifice de l'uretère primaire (u. p.) et au-dessus de celui-ci le tube cœlomique (t.c.) qui participera à la formation du premier canal segmentaire. Si on regarde de plus près le tube cœlomique, on observe que l'épithélium plus haut et bien délimité de sa paroi externe se replie et forme aussi la partie terminale du cœcum de même qu'une partie de sa paroi interne. Le reste de la paroi interne du tube cœlomique est moins haut et moins délimité étant confondu avec le sclérotome. Cette partie provient de la paroi interne de la pièce intermédiaire. De ce fait, et de ce que nous avons rencontré dans le stade précédent, je ne peux que confirmer l'observation très juste de Rabl que la participation du feuillet interne de la pièce intermédiaire dans la formation des tubes cœlomiques segmentaires est insignifiante. Son rôle doit se borner à la formation de la lèvre interne de l'entonnoir segmentaire. Au contraire c'est aux dépens du feuillet externe de la pièce intermédiaire que se forme presque complètement le tube cœlomique segmentaire et on peut donc considérer celui-ci comme une évagination du feuillet mésodermique pariétal. On constate donc que celui-ci est l'origine de l'uretère primaire et des tubes cœlomiques segmentaires.

Acanthias vulgaris 1,cm.9. L'uretère primaire débute maintenant par un seul orifice péritonéal. Les orifices de deux côtés sont encore éloignés l'un de l'autre. Le premier canal segmentaire en formation se trouve de chaque côté dans le segment situé immédiatement au-dessous de l'orifice de l'uretère primaire. Il y en avait en tout 38 de ces canaux en formation. Dans la partie supérieure du tronc les tubes cœlomiques segmentaires se dirigent vers la paroi dorsale de l'uretère primaire suivant un trajet à peu près rectiligne et ils ne sont qu'en contact avec celui-ci. Mais, vers la partie inférieure, à partir du sixième segment rénal, le processus est plus avancé. On observe que chaque tube cœlomique segmentaire est de plus en plus long et dans son trajet il se dirige d'abord à l'extérieur et vers la face dorsale, puis il descend un peu en arrière pour arriver au contact de l'uretère primaire de son côté interne et dorsal. Le tube cœlomique segmentaire

est ainsi courbé, parce qu'il a allongé son fond au contact de la paroi de l'uretère primaire. Souvent, cet allongement apparaît plutôt comme une évagination de la paroi ventrale de l'ampoule terminale du tube cœlomique, tout près de son fond. Dans plusieurs segments on observe qu'à l'endroit de contact il n'y a pas de limitantes cellulaires et on constate une multiplication cellulaire d'un côté et de l'autre, de sorte que la réunion se fait aussi bien par la participation de l'évagination du tube cœlomique que par celle de l'uretère primaire. Pourtant, la participation de ce dernier paraît souvent moins importante. Aux points de réunion avec les évaginations qui allongent les tubes cœlomiques segmentaires, la paroi de l'uretère primaire est plus épaisse; à ces endroits, elle paraît, le plus souvent, formée par deux rangées de cellules, tandis que la paroi ventrale moins haute est formée par une seule rangée de cellules. J'ai observé dans les épaississements de la paroi dorsale de l'uretère primaire des cellules en division (Fig. 3).

Fig. 3. *Acanthias vulgaris* 1,cm.9. Coupe transversale par l'uretère primaire et un pont cellulaire de réunion.

On observe de légers épaississements dans la paroi de l'uretère primaire même avant la disparition des limitantes cellulaires. Aux endroits même où celles-ci n'existent plus, le pont cellulaire de réunion n'est pas encore creusé d'une cavité, sa formation n'est pas encore achevée et par conséquent le canalicule de réunion n'est pas encore complet. En tout cas, d'après ce que j'ai observé sur cet embryon et dans les stades suivants, je ne peux que confirmer ce que Semper (1875) décrit à la page 302 de son mémoire : « la réunion entre le fond du canal segmentaire et le canal du rein primitif s'accomplit par une accroissance latérale des deux parties. Le pont de réunion est d'abord court et solide, mais il continue à s'allonger et se creuse d'une lumière. C'est alors que la lumière du canal du rein primitif (uretère primaire) est en communication avec celle du *canal segmentaire, qui, à ce moment seulement, mérite ce nom.*

La lumière de l'uretère primaire n'est pas partout circulaire. Dans quelques segments on observe qu'au niveau des ponts cellulaires de réunion, la lumière de l'uretère primaire est ovalaire et se continue dans la base de ceux-ci. Dans les ponts cellulaires de réunion on constate une multiplication cellulaire. Ces ponts ont maintenant une longueur de 0,04—0,07mm. ; il est impossible de distinguer une limite entre la partie dérivant du fond de l'évagination du tube cœlomique et celle formée par l'uretère primaire, mais ce qui est hors de doute c'est la participation de ce dernier. Il y a une transition régulière entre les cellules de la paroi de l'uretère primaire et celles des ponts de réunion. La figure 4 représente schématiquement le mode de formation des canaux segmentaires.

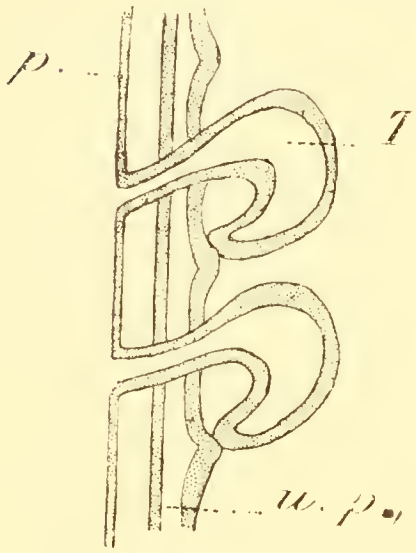


Fig. 4. Schéma montrant la réunion des tubes cœlomiques avec l'uretère primaire.

Acanthias vulgaris 2,cm.1. Les ponts cellulaires pleins du stade précédent sont maintenant complètement creusés d'une cavité. Nous sommes donc en présence de canaux segmentaires complètement formés et composés : d'un canalicule néphrostomique, d'une vésicule moyenne et d'un canalicule de réunion. L'uretère primaire est alternativement plus étroit et plus renflé vers sa face dorsale. Les parties renflées se continuent sans aucune démarcation avec les canalicules de réunion. La vésicule moyenne est sur le point de se fragmenter : sa moitié distale et externe, en continuité avec le canalicule de réunion, commence à se séparer de la moitié proximale et interne. A l'endroit où la séparation commence à s'indiquer, la paroi épithéliale s'étrangle par suite de la formation d'un tissu mésenchymateux qui proémine vers l'intérieur de la vésicule. Pour montrer ce fait, j'ai figuré plusieurs coupes provenant de différents segments de cet embryon (Fig. 5).

Les coupes A et B proviennent du côté droit, C et D du côté gauche.

Acanthias vulgaris 2,cm.5. Cet embryon a été débité en coupes frontales. On se trouve en présence de la transformation des canaux segmentaires en rein. Dans un grand nombre de segments, les canalicules rénaux primaires se sont déjà formés aux dépens des canaux segmentaires. En examinant les différentes coupes de la partie ventrale vers la partie dorsale, on aperçoit de part et d'autre de la ligne médiane, sur deux rangées, les entonnoirs segmentaires situés à égale distance entre eux, de 0,mm.25 en 0,mm.25. Ils sont en nombre de 37 paires. Ces entonnoirs ont un contour circulaire dont le diamètre est de 0,mm.1. Sur les côtés latéraux des séries d'entonnoirs, apparaissent les uretères primaires. Leurs orifices péritonéaux uniques sont encore éloignés l'un de l'autre, mais ils sont plus rapprochés que chez l'embryon précédent. Il n'y a aucune trace de division longitudinale des uretères primaires. Ils se présentent alternativement plus étroits (diamètre 0,mm.058) et plus renflés (diamètre 0,mm.089). *Les renflements sont formés aux dépens de leur paroi dorsale.* A leur extrémité terminale les uretères primaires sont plus dilatés que dans le reste de leur trajet. Ils ont maintenant, à cet endroit, un diamètre de 0,mm.13. Les renflements alternatifs des uretères primaires sont en continuité parfaite, aussi bien par leur paroi épithéliale que par leur lumière, avec les canalicules de réunion. Ceux-ci, ayant encore leurs ouvertures équidistantes, sont maintenant de beaucoup plus développés que dans le stade précédent. Ils sont circonvolutionnés une ou deux

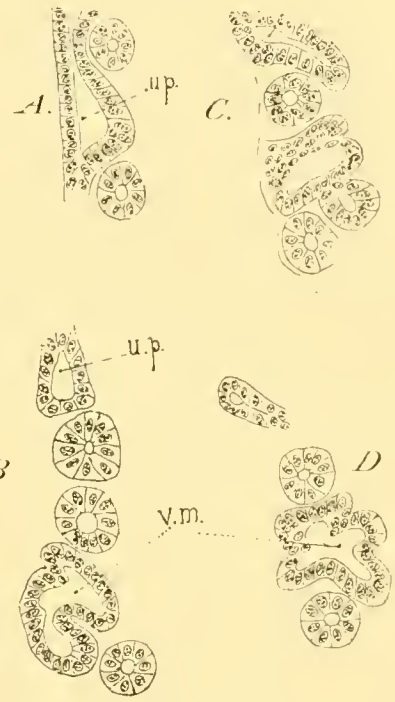


Fig. 5. *Acanthias vulgaris* 2,cm.1. Coupes passant par l'uretère primaire et par plusieurs canaux segmentaires.

fois et possèdent une lumière continue jusqu'à la vésicule moyenne. Celle-ci est aplatie et a partout un aspect trilobé. Elle est justement sur le point de séparer le lobe médian et externe dont la paroi ventrale est en parfaite continuité avec le canalicule de réunion. Généralement le développement du rein est toujours plus avancé dans les segments inférieurs. Or ce n'était pas le cas pour cet embryon.

Le processus était un peu plus avancé dans les segments supérieurs, où le lobe médian et externe de la vésicule moyenne est complètement séparé et transformé en corpuscule de Malpighi primaire. En regardant successivement les différents segments, on voit que le processus s'accomplit de la manière suivante. La séparation du lobe moyen est due à la formation d'un tissu embryonnaire mésenchymateux aux dépens de l'épithélium de la vésicule moyenne. Ce fait est comparable à celui de la formation du sclérotome aux dépens de la lame interne de la pièce intermédiaire. Par suite de la multiplication de ce tissu embryonnaire, la paroi épithéliale du lobe moyen est de plus en plus éloignée de l'épithélium du reste de la vésicule et se présente sous la forme d'une cupule largement ouverte par sa face de séparation, tandis que par son fond elle est en parfaite continuité avec le canalicule de réunion, devenu maintenant canalicule rénal primaire. L'ouverture de la cupule est entourée par du tissu mésenchymateux embryonnaire qui proémine dans sa cavité.

Dans le tissu mésenchymateux qui fait ainsi saillie, il peut se trouver un petit vaisseau sanguin mais le plus souvent une lacune mal délimitée avec quelques globules de sang. Les cellules mésenchymateuses qui continuent les bords de la cupule s'arrangent en un épithélium qui constituera la partie supérieure du feuillet externe et le feuillet interne de la capsule de Bowman, tandis que la partie basale du feuillet externe provient du lobe épithélial même, et présente le même aspect que celui-ci. Aux dépens des éléments vasculaires se forme le vaisseau du glomérule. Comme la membrane interne de la capsule de Bowman se délimite rapidement et prend

d'abord un aspect épithélial, on pourrait croire qu'elle provienne de l'invagination d'une paroi déjà épithéliale, si on n'avait pas suivi pas à pas sa formation. C'est de cette manière que se forment tous les canalicules rénaux primaires. On voit que *la cavité du corpuscule nous représente une partie de la cavité de la vésicule moyenne et indirectement donc une partie de la cavité cœlomique.* Mais nous voyons, que dès que le corpuscule de Malpighi est formé, sa cavité ne communique plus avec la cavité générale ; le rôle de celle-ci dans le mécanisme de l'excrétion est complètement remplacé par le système vasculaire.

Nous voyons aussi que la vésicule moyenne du canal segmentaire ne se transforme pas complètement dans le premier corpuscule de Malpighi ; après la formation de celui-ci elle a un aspect bilobé, un des lobes est supérieur et l'autre inférieur par rapport au corpuscule de Malpighi primaire. Tant que le corpuscule de Malpighi n'est pas formé et aucun lobe n'est pas complètement séparé de la vésicule moyenne, il y a communication entre la cavité générale et l'uretère primaire, ce qu'on observe dans plusieurs segments de cet embryon, où nous sommes en présence de canaux segmentaires ; mais après la formation du corpuscule de Malpighi, on est en présence du rein et alors cette communication n'existe plus. Semper a reconnu déjà que le premier corpuscule de Malpighi se forme par la séparation d'une partie de la vésicule moyenne (Segmentalblindsack), et il dit que la lumière de cette vésicule est en relation avec la cavité du corpuscule de Malpighi. Ainsi on lit à la page 303 de son mémoire : « Man findet nemlich bei Embryonen zwischen 3 und 6 ctm. Länge, welche meistens in jedem Segmentalorgan erst ein einziges gut ausgebildets Malpighi 'sches Körperchen besitzen, unter diesem und direct mit ihm verbunden eine sehr auffallend gebaute Blase..... Ihr Lumen steht, wie oben schon bemerkt, mit der Höhlung des Malpighi'schen Körperchens in Verbindung, zugleich aber geht es auch in den Segmentalgang über, dessen Wimperepithel sowohl in die Malpighi'sche Kapsel, wie in die andre Blase hinein zieht ». Il considère le cana-

licule néphrostomique comme une partie intégrante du canalicule rénal et c'est ainsi qu'il combat les justes observations de F. Meyer. On lit pourtant à la page 304 de son mémoire, que déjà chez les embryons grands, il ne trouve aucun corpuscule de Malpighi en réunion avec la vésicule, tandis qu'une pareille réunion existe toujours chez les jeunes embryons. On ne peut pas comprendre alors, pourquoi il a combattu Meyer, étant donné que les observations de ce dernier portent précisément sur des animaux adultes. Pour expliquer cette discontinuité, Semper suppose, ou bien que le corpuscule de Malpighi qui était chez les jeunes embryons en relation avec la vésicule disparaît plus tard, ou bien qu'il s'est séparé par l'extension et l'amincissement du pont court et épais qui existait au début entre eux. Il ne se prononce pas, d'une façon décisive, pour l'un ou pour l'autre de ces deux cas, pourtant il considère comme vraisemblable, qu'il s'agit plutôt de la disparition du premier corpuscule de Malpighi. Je peux affirmer pour *Acanthias* que dès le début, même chez les jeunes embryons, dès que le corpuscule de Malpighi est formé, il n'y a plus de communication entre lui et la cavité générale. D'autre part, nous verrons qu'il en sera de même pour les autres corpuscules de Malpighi qui se forment plus tard, et par suite de l'accroissement des canalicules rénaux, les circonvolutions de ceux-ci pénètrent entre les corpuscules et le reste de la vésicule moyenne en les éloignant davantage. Définitivement les restes des vésicules se trouvent à la surface du rein entre les segments de celui-ci et sont entourés de tissu lymphoïde. Le corpuscule de Malpighi primaire ne disparaît pas. Mais, chez des embryons plus avancés, j'ai constaté assez souvent entre les lobes séparés de la vésicule moyenne et le reste de celle-ci où aboutit le canalicule néphrostomique, des cordons cellulaires, dont parle Semper ; ceux-ci se dissocient ensuite à l'exception de quelques-uns qui persistent dans un nombre restreint de segments supérieurs chez le mâle ; mais alors les canalicules néphrostomiques correspondants entrent en relation avec le testicule par leur extrémité qui s'ouvrait avant dans la cavité générale ; ils deviennent

vaisseaux efférents. Les restes des vésicules moyennes forment le canal longitudinal de l'épididyme d'où partent des courts canalicules intermédiaires à des corpuscules de Malpighi. Ces courts canalicules intermédiaires nous représentent justement les ponts dont nous venons de parler.

L'atrophie de tous les corpuscules de Malpighi dans la partie supérieure du rein chez les mâles adultes n'est en aucun rapport avec les faits qui nous intéressent maintenant.

Chez l'embryon dont nous nous occupons, je n'ai constaté aucun pédicule cellulaire de réunion entre le corpuscule de Malpighi primaire et le reste de la vésicule moyenne. Ils sont séparés par du tissu mésenchymateux.

Les cellules progerminatives se trouvent en grand nombre du côté interne des entonnoirs segmentaires les plus supérieurs et au niveau desquels on constate de légères saillies dans la cavité générale.

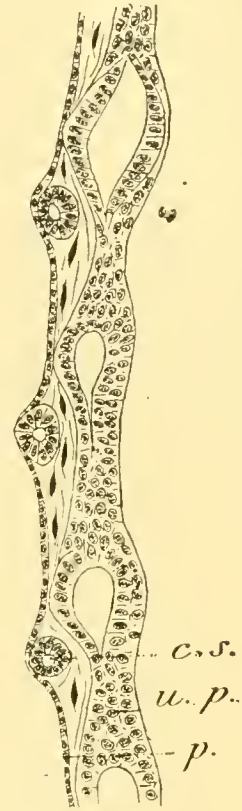


Fig. 6. *Acanthias vulgaris*, 2,cm.5. Coupe longitudinale par la paroi dorsale de l'uretère primaire.

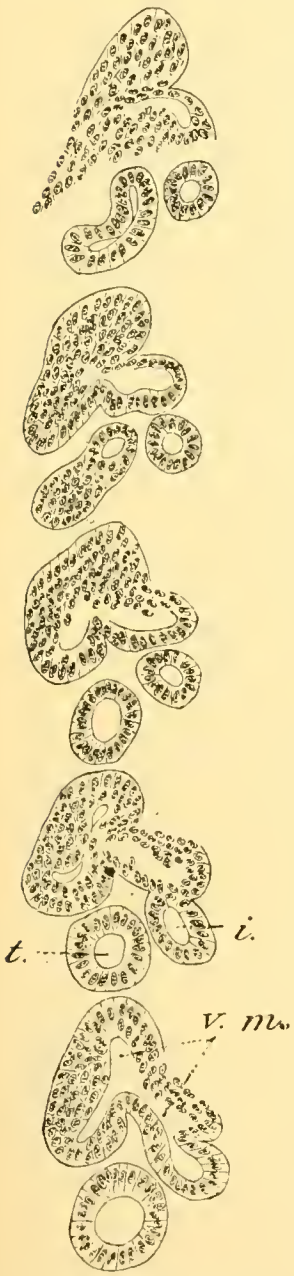


Fig. 7. *Acanthias vulgaris*, 2,cm.5. Coupe longitudinale à travers cinq canaux segmentaires.

J'ai reproduit plusieurs coupes de cet embryon. La figure 6 nous représente la face dorsale de l'uretère primaire. L'aspect de celui-ci est démonstratif pour sa participation à la formation de la partie terminale du canal segmentaire.

La figure 7 nous montre une coupe frontale, légèrement oblique par cinq canaux segmentaires de la partie inférieure du tronc où les corpuscules de Malpighi ne sont pas encore formés. On constate

le processus de séparation du lobe externe de la vésicule moyenne.

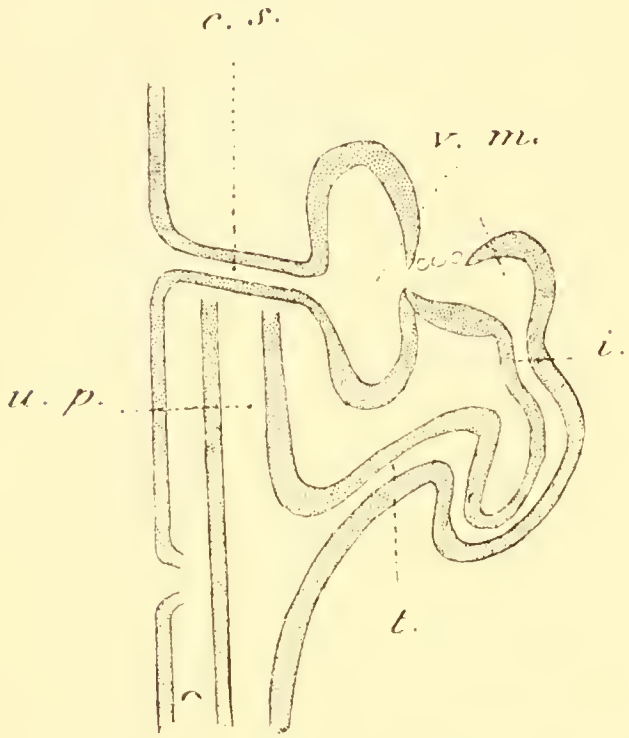


Fig. 8. Schéma d'un canal segmentaire, au moment de la séparation du canalicule rénal primaire.

La figure 8 nous représente la reconstruction schématique d'un canal segmentaire de cette région. La figure 9 montre une coupe longitudinale de la partie supérieure de l'embryon où les corpuscules de Malpighi sont déjà formés et séparés de la vésicule moyenne.

Acanthias vulgaris, 2,cm.8. Cet embryon a été débité en coupes longitudinales obliques. Ce fait, joint au recourbement de l'embryon provoqué par le liquide fixatif, m'a permis d'obtenir dans une certaine région du côté gauche de l'embryon des aspects comme si j'aurais fait des coupes sagittales et dans une certaine région du côté droit, au contraire, des aspects comme si j'aurais fait des coupes frontales. Ce fait m'a facilité beaucoup la reconstruction des différentes parties. L'état général du développement est moins avancé que chez l'embryon précédent. Aucun corpuscule de Malpighi n'est encore formé. Nous sommes en présence de canaux segmentaires ; on constate très facilement la communication entre la cavité générale et l'uretère primaire. Les vésicules moyennes des canaux segmentaires ont la forme de feuilles de trèfle. Le lobe externe et médian est en continuité avec le canalicule de réunion, il n'est pas

Fig. 9. *Acanthias vulgaris*, 2,cm.5. Coupe longitudinale par deux segments rénaux.

encore séparé du reste de la vésicule moyenne ; pourtant, à la limite des lobes entre eux, l'épithélium est un peu dissocié, nous sommes en présence du commencement de la formation du tissu mésenchymateux néphrogène.

Chez cet embryon, les plis germinatifs sont individualisés et proéminent sur le fond de la cavité générale, dans sa moitié supérieure, du côté interne des entonnoirs. Les entonnoirs segmentaires ont un contour arrondi ; ceux qui se trouvent à la partie supérieure du corps se trouvent appliqués contre les plis germinatifs. Dans cette partie du corps, les vésicules moyennes sont aussi trilobées et le lobe externe n'est pas encore séparé.

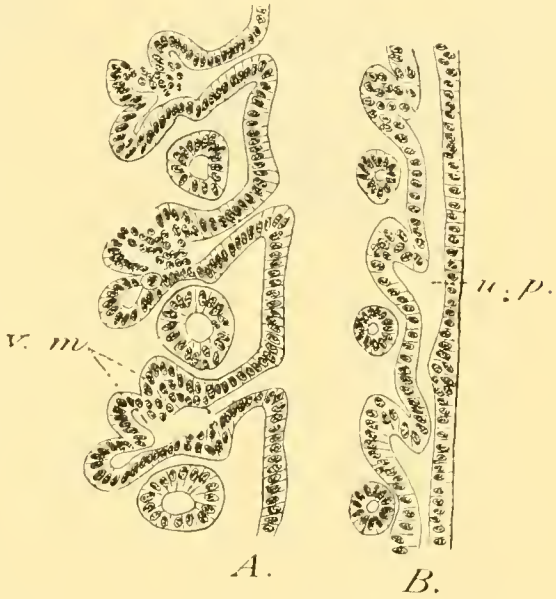


Fig. 10. *Acanthias vulgaris*, 2,cm.8. Coupes longitudinales par l'uretère primaire et par trois canaux segmentaires.

La figure 10 nous représente en A une coupe frontale par trois canaux segmentaires du côté droit. On voit d'une part les vésicules moyennes avec leurs lobes et les canalicules néphrostomiques en communication avec la cavité générale. Alternant avec les vésicules on voit les sections des canalicules de réunion. En B, nous avons une coupe sagittale par l'uretère primaire. On constate la parfaite continuité de sa paroi et de sa lumière avec les canalicules de réunion ; alternant avec ceux-ci on voit les sections des canalicules néphrostomiques.

Un autre embryon d'*Acanthias vulgaris* ayant la même longueur 2,cm.8, mais dont l'épaisseur du corps était plus prononcée, présentait un développement plus avancé. Non seulement le lobe externe de la vésicule moyenne était complètement séparé et transformé en corpuscule de Malpighi primaire, mais en outre on obser-

vait vers la base du canalicule rénal primaire (dérivé du canalicule de réunion), non loin de sa communication avec l'uretère primaire, un renflement qui représente l'origine des canalicules collecteurs de deuxième ordre (parties terminales des canalicules rénaux).

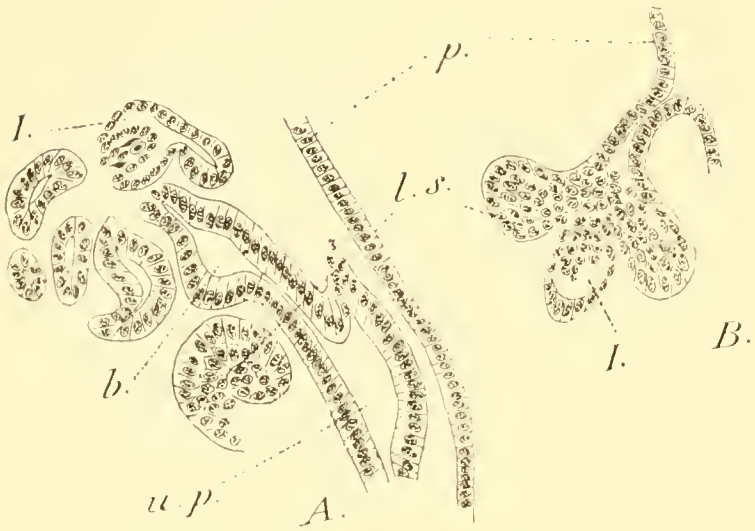


Fig. 11. *Acanthias vulgaris*, 2,cm.8. Coupes montrant un canalicule rénal et les lobes de la vésicule moyenne.

La figure 11, A, montre justement le renflement (b) dont nous venons de parler. La figure 11, B, montre les trois lobes dérivés de la vésicule moyenne d'un canal segmentaire, dont l'externe s'est déjà transformé en corpuscule de Malpighi primair .

La figure 12, nous représente une reconstruction schématique d'un segment rénal de cet embryon.

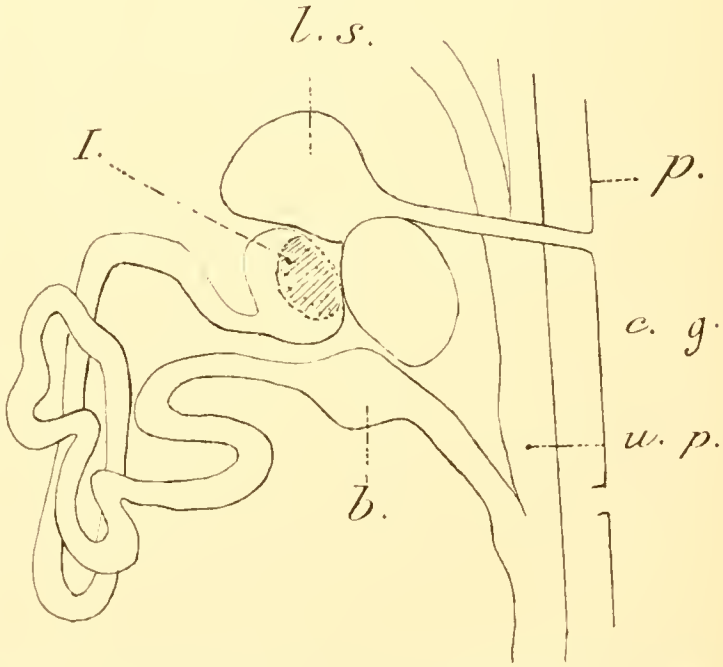


Fig. 12. Schéma d'un segment du rein, correspondant à un embryon d'*Acanthias*, mesurant environ 3,cm de longueur.

Acanthias vulgaris, 3 cm. Cet embryon a été débité en coupes transversales sur toute la longueur du tronc. Le rein est formé par un seul canalicule

rénal complet dans chacun de ses segments. Le corpuscule de Malpighi se trouve situé entre deux lobes, provenant comme lui-même de la vésicule moyenne primitive. Il est complètement séparé de la paroi épithéliale de ceux-ci. Chacun de ces deux lobes, par leurs faces situées vers le corpuscule de Malpighi, donnent naissance à du tissu mésenchymateux embryonnaire. Le canalicule rénal présente plusieurs circonvolutions. En partant du corpuscule de Malpighi, il se dirige d'abord vers la face dorsale, décrit ensuite une anse verticale, puis une autre à peu près horizontale, pour descendre et se diriger vers l'uretère primaire. Il y a deux faits qui méritent attention.

a) La partie terminale du canalicule rénal — canalicule collecteur — est déjà plus oblique, par rapport à l'uretère primaire, que dans les stades précédents. Sur une certaine longueur, de plus en plus grande, au fur et à mesure qu'on descend vers la partie inférieure, il court parallelement et à côté de celui-ci, et ce n'est que plus en bas que la communication s'établit. Il s'agit donc, d'une émigration vers le bas des ouvertures des canalicules rénaux primaires inférieurs. Dans la partie supérieure, les ouvertures des canalicules rénaux primaires dans l'uretère primaire, sont équidistantes, et en dehors de leur niveau, le contour de celui-ci est circulaire et sa paroi présente partout la même hauteur ; mais, vers la partie inférieure, on constate sa participation dans l'allongement des parties terminales des canalicules rénaux primaires. En effet, des parties de la paroi dorsale de l'uretère primaire, faisant suite aux canalicules rénaux, se séparent du reste par une sorte d'étranglement qui se continue en bas. L'uretère primaire ne présente aucune indication de séparation de sa partie ventrale, suivant la longueur. Nous sommes en présence d'un embryon mâle. Mais, l'allongement des canalicules collecteurs, aux dépens de la partie dorsale de l'uretère primaire, s'accomplit par un processus semblable à celui qui a été décrit pour la séparation du canal de Müller aux dépens de sa partie ventrale. Pour montrer ce fait, j'ai reproduit dans la figure 13 quelques

coupes isolées provenant d'une série au niveau du trentième segment rénal. On constate la réunion de deux canalicules collecteurs avec l'uretère primaire et l'examen des coupes démontre que les parties basales des canalicules rénaux primaires (canalicules collecteurs) sont des parties séparées de l'uretère primaire. Tant que celui-ci n'est pas en contact avec un canalicule collecteur, son contour est circu-

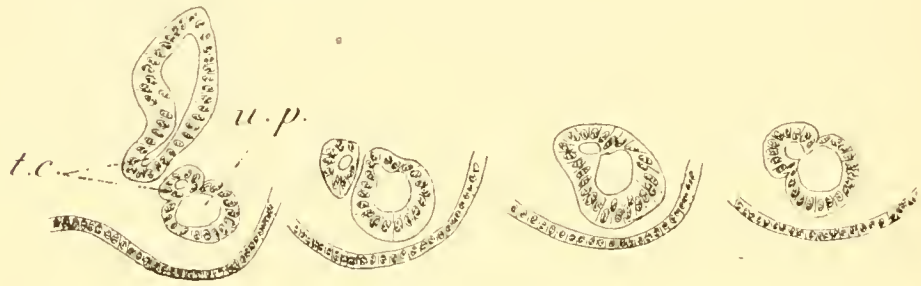


Fig. 13. *Acanthias vulgaris*, 3,cm. Coupes à travers l'uretère primaire et deux canalicules collecteurs.

laire et l'épithélium de sa paroi dorsale et ventrale a le même aspect et la même hauteur. Aux points de réunion, on constate que la paroi dorsale du canalicule collecteur présente le même aspect que la paroi ventrale de l'uretère primaire, tandis que la paroi ventrale du canalicule collecteur et la paroi dorsale de l'uretère primaire sont, à ce niveau, de nouvelle formation et de hauteur plus réduite. Ainsi dans le vingt-septième segment, le diamètre de l'uretère primaire, au niveau où il n'est pas en contact avec le canalicule collecteur, est de 0,mm.11 ; au contact de celui-ci il a 0,mm.09 de diamètre et l'épithélium a 0,mm.016 de hauteur, tandis qu'à la face ventrale il mesure 0,mm.026 de hauteur. A l'embouchure du canalicule collecteur, la lumière de l'uretère primaire est ovalaire, ayant 0,mm.12 à 0,mm.13 de diamètre et l'épithélium de la face dorsale présente la même hauteur que celui de la face ventrale. En descendant, le contour de même que la lumière de l'uretère primaire diminuent et sont circulaires, puis celui-ci est de nouveau étroit, ayant sa face dorsale plane au contact d'un autre canalicule collecteur, dilaté après, à l'embouchure de celui-ci, et ainsi de suite.

b) On observe dans la partie terminale du canalicule rénal pri-

maire, un *renflement* semblable à celui que nous avons rencontré dans le stade précédent, mais plus accentué. Pour montrer ces faits, j'ai figuré quelques coupes transversales d'une série par le vingtième segment rénal du côté droit. Les coupes avaient une épaisseur de 1/200mm. et ont été dessinées à la chambre claire (fig. 14, B-F). La coupe B passe à travers le canalicule néphrostomique et le lobe supérieur provenant de la vésicule moyenne. On voit que la paroi interne de ce lobe sépare du tissu mésenchymateux embryonnaire. En haut du lobe, on voit quelques sections du canalicule rénal. Du côté externe, on voit la section de l'uretère primaire et de la partie terminale du canalicule rénal du segment précédent. Du côté interne on voit de bas en haut : la section de la veine cardinale, celle du corps interrénal et de l'aorte. Dans la deuxième coupe après celle-ci, la lumière du lobe disparaît ; nous sommes justement dans la partie où sa paroi est formée par le mésenchyme embryonnaire. Dans la troisième coupe, la deuxième que j'ai figurée (C) nous sommes encore dans le tissu mésen-

Fig. 14. *Acanthias vulgaris*, 3cm. Coupes transversales par le xxe segment rénal du côté droit.

chymateux; dans la quatrième (D) nous sommes déjà en présence de deux autres lobes de la vésicule moyenne, dont l'un est déjà transformé en corpuscule de Malpighi. La partie du corpuscule de Malpighi rencontrée dans cette coupe est justement celle qui est formée par le mésenchyme embryonnaire. Le dernier lobe présente, à peu près, le même aspect que celui que nous avons rencontré plus haut, sauf qu'il est plus éloigné du canalicule néphrostomique. Dans les coupes suivantes : cinquième, sixième (E) et septième on rencontre le corpuscule de Malpighi et le dernier lobe éloignés l'un de l'autre. Dans la huitième et la neuvième coupe, on rencontre la partie initiale du canalicule rénal faisant suite au corpuscule de Malpighi. Enfin, j'ai figuré encore une coupe par ce segment (F) pour montrer la partie terminale du canalicule rénal. D'un autre embryon d'*Acanthias vulgaris*, mesurant 3,cm. de longueur et débité en coupes longitudinales obliques, je donne une figure intéressant l'uretère primaire et un canalicule collecteur (fig 15).

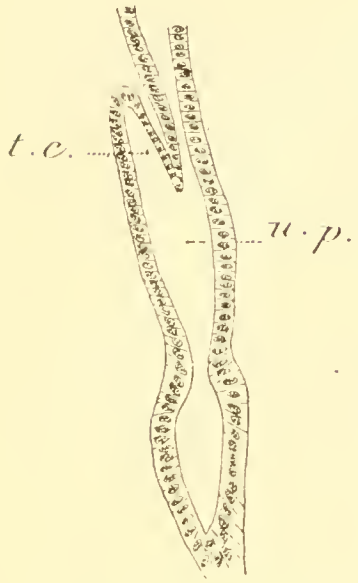


Fig. 15. Coupe longitudinale par l'uretère primaire et par un canalicule collecteur.

J'ai résumé le développement du rein, tel que nous l'avons étudié jusqu'à présent, par les deux schémas : A et B de la figure 16.

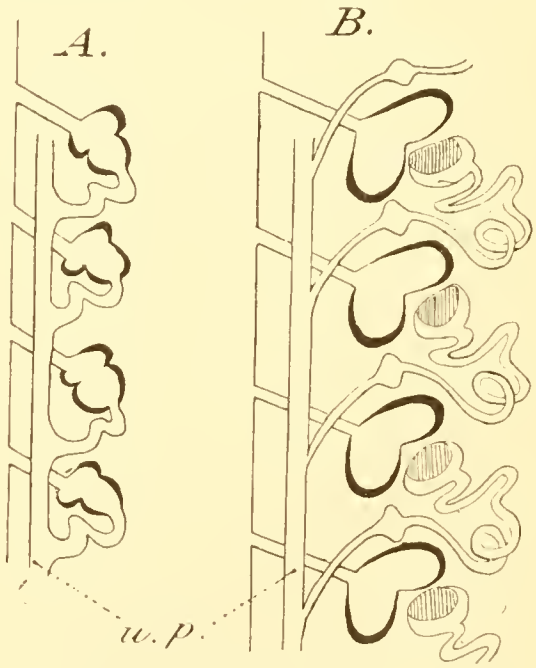


Fig. 16. Figures schématiques montrant le développement du rein chez *Acanthias*.
A. Stade des canaux segmentaires.
B. Stade d'un seul canalicule rénal par segment.

Acanthias vulgaris 3,cm.3. L'état du développement du rein

est à peu près le même que chez l'embryon précédent sauf le développement plus accentué des bourgeons de la partie terminale du canalicule rénal primaire. On constate d'ailleurs l'indication de ces bourgeons dans les travaux de Balfour (fig. 390, édit. mém. 1885). C'est une partie de ce qu'il appelle *canal de réunion* entre la vésicule moyenne d'un segment et la quatième région d'un tube segmentaire précédent. Ce canal provient, d'après lui, de la vésicule moyenne, et l'auteur ne nous indique pas si le tube segmentaire contribue ou non à sa formation. Il s'agit du commencement de la formation des corpuscules de Malpighi et des canalicules rénaux secondaires. D'après Balfour, chaque vésicule rénale primitive (vésicule moyenne du canal segmentaire), — à peu près au stade O, — s'accroît dans la

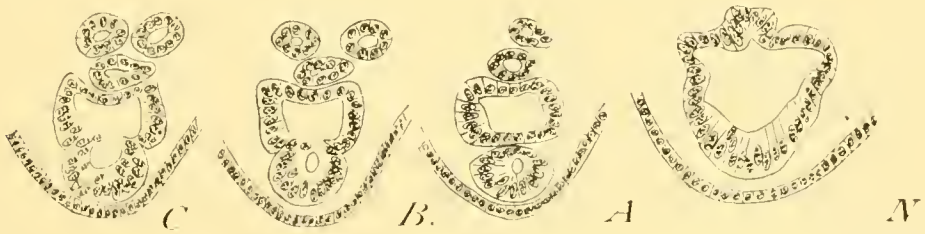


Fig. 17. *Acanthias vulgaris* ♀, 3,cm.3. Coupes transversales montrant l'uretère primaire en division.

direction proximale et distale. La partie distale devient corpuscule de Malpighi ; la partie proximale entre en réunion avec la quatrième région du segment précédent et à l'endroit où cette réunion a lieu, il se forme un corpuscule de Malpighi secondaire. En réalité, nous verrons que ce canal de réunion de Balfour a une ébauche double : il provient d'un bourgeon de la partie terminale du canalicule rénal primaire (que nous constatons chez l'embryon dont nous nous occupons) uni à un cæcum qui prolonge le fond d'un lobe séparé de la vésicule moyenne du même segment ou du segment immédiatement inférieur. Les lobes proviennent justement de l'accroissement de la vésicule dans la direction proximale et distale.

Chez cet embryon j'ai constaté en outre, en dehors de l'allongement des canalicules collecteurs inférieurs aux dépens de la paroi dorsale de l'uretère primaire, la division de celui-ci en canal de

Müller et canal de Wolff. Nous sommes en présence d'un embryon femelle. Dans la figure 17, les coupes A, B, C d'une part et N d'autre part appartiennent à deux segments différents et nous montrent le processus de la séparation du canal de Müller aux dépens de la partie ventrale de l'uretère primaire et l'allongement des canalicules collecteurs inférieurs. On constate des plis vers l'intérieur dans les endroits où la séparation s'avance. Les parois de nouvelle formation ont une hauteur plus réduite.

Acanthias vulgaris 3,cm.6, embryon femelle. Les uretères primaires sont divisés en canal de Wolff et en canal de Müller dans toute l'étendue du rein supérieur. A la face supérieure du foie, les orifices des canaux de Müller sont rapprochés et leurs lèvres supérieures étalées sont en contact. Dans la partie inférieure, la séparation du canal de Müller n'est pas encore accomplie, mais on constate que les parties terminales des canalicules rénaux primaires (canalicules collecteurs) se sont allongées davantage aux dépens de la partie dorsale de l'uretère primaire. A ce stade, chacun de ces canalicules collecteurs arrive au niveau du canalicule collecteur immédiatement inférieur, mais aucun n'est encore ni complètement séparé de l'uretère primaire, ni réuni à un autre canalicule collecteur. Des entonnoirs segmentaires existent tout le long du corps. Les entonnoirs situés au niveau des glandes génitales ont leurs bords arrondis ou ovalaires, épais et appliqués contre ces glandes. Les canalicules néphrostomiques correspondants ont un trajet horizontal. Dans la partie moyenne et dans la partie inférieure du tronc, les canalicules néphrostomiques ont un trajet oblique. Dans la région moyenne ils descendent un peu, pour se diriger ensuite vers le rein ; les entonnoirs sont allongés ; leur lèvre supérieure est étalée et son épithélium diminue de plus en plus de hauteur et se confond avec le péritoine.

En regardant la face ventrale du rein on voit que dans chaque segment le canalicule néphrostomique arrive à une petite vésicule qui se continue du côté proximal et du côté distal par un lobe épi-

thélial (lobes néphrogènes secondaires). Du côté externe, et nettement séparé de la vésicule, se trouve le corpuscule de Malpighi primaire. Dans chaque segment on constate un seul canalicule rénal complet. Les canalicules rénaux secondaires sont sur le point de se former. Le fond de chaque lobe épithélial secondaire présente un cæcum qui s'adosse à une évagination formée par la partie basale du canalicule rénal primaire.

De cet embryon, j'ai figuré une coupe frontale provenant de la région moyenne du rein gauche et voisine de la face ventrale de celui-ci (fig. 18). On constate les groupes de deux lobes néphrogènes et alternant avec eux, les évaginations formées par les parties terminales des canalicules rénaux primaires (t. c.).

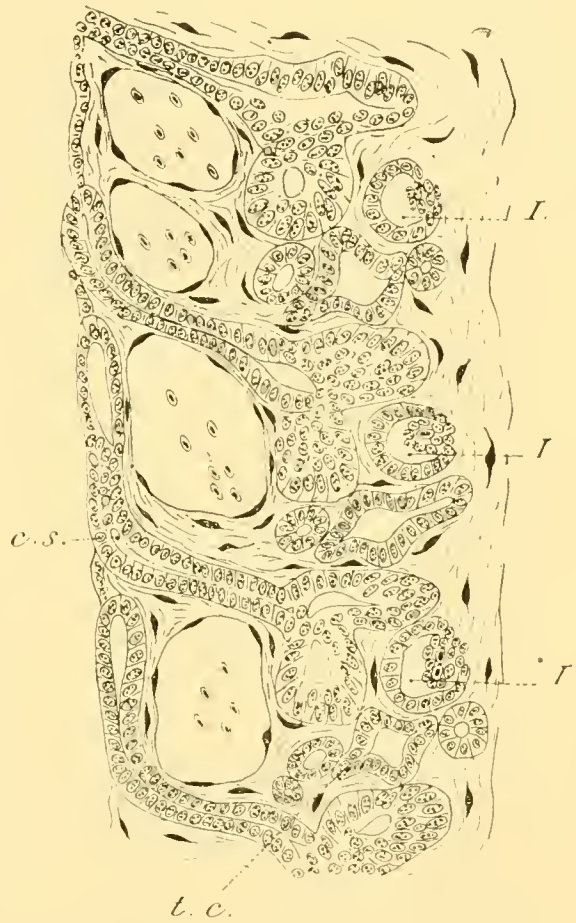


Fig. 18. *Acanthias vulgaris*, 3,cm.6. Coupe passant par quatre segments de la région moyenne du rein gauche.

Acanthias vulgaris 4 cm. Une grande partie du tronc de cet embryon, après l'ablation de l'intestin et de ses annexes, a été débitée en coupes frontales. On constate d'abord l'allongement plus prononcé des canalicules collecteurs des segments inférieurs. Les canalicules néphrostomiques aboutissent à des masses épithéliales lobées. En dehors de ces masses épithéliales et séparées d'elles par du tissu conjonctif, on observe les corpuscules de Malpighi primaires. Chaque masse épithéliale représente le reste de la vésicule moyenne après la formation du corpuscule de Malpighi primaire ; elle peut se décomposer en trois parties : d'abord une petite vésicule à la

terminaison du canalicule néphrostomique et divergeant de celle-ci deux lobes : un lobe supérieur légèrement incliné vers l'extérieur et l'autre inférieur incliné vers la ligne médiane. Quand on regarde la face ventrale du rein, on constate que ces parties sont en continuité ; mais en examinant les coupes de plus en plus dorsales, on constate que les deux lobes sont en train de se séparer. Tandis que, vers la face ventrale, ils sont attachés à la petite vésicule par des pédicules cellulaires, vers la face dorsale ils sont séparés et éloignés de celle-ci par suite de la formation d'un tissu mésenchymateux embryonnaire. Donc, les deux lobes présentent l'aspect de deux cupules ouvertes vers la face dorsale du rein. Ces ouvertures sont envahies par le tissu mésenchymateux embryonnaire. Dans les coupes dorsales, les lobes apparaissent donc distincts. Ils sont plus rapprochés de la ligne médiane que les corpuscules de Malpighi primaires et sont situés respectivement l'un en haut et l'autre en bas par rapport à ceux-ci. Chacune de ces cupules présente son fond allongé en un cæcum. Le cæcum dérivé du lobe supérieur se dirige en haut et celui du lobe inférieur se dirige en bas.

Si maintenant, nous suivons le trajet d'un canalicule collecteur, partant de l'uretère primaire, on le voit remonter pendant quelque temps à côté de celui-ci et se diriger ensuite en haut et vers l'extérieur en croisant un canalicule néphrostomique. A l'endroit où, dans le stade précédent, nous avons constaté un renflement avec commencement d'évaginations, nous constatons maintenant le point de départ de trois canalicules : un de côté externe, un en bas et l'autre en haut. Le canalicule externe est le canalicule rénal primaire, qui après plusieurs circonvolutions se termine au corpuscule de Malpighi. Les deux autres canalicules, qui partent de la base du canalicule rénal primaire, se continuent sur plusieurs coupes et se terminent en cæcum, juste au contact des cæcums provenant des lobes dont nous venons de parler. Au contact, les parties terminales de ces cæcums sont sur le point de se réunir.

En partant par exemple, d'une cupule dérivée d'un lobe séparé de

la vésicule moyenne, on trouve un canal qui continue celle-ci ; puis la lumière disparaît et nous sommes dans un petit cordon cellulaire plein ; après quelques coupes, la lumière réapparaît et nous sommes dans le canalicule provenant de la base du canalicule rénal primaire. On constate en outre des différences de structure entre les deux parties qui constituent un canalicule rénal en formation. Sa partie initiale, qui prolonge la cupule dérivant de la vésicule moyenne, est formée par un épithélium plus haut et plus coloré que la partie terminale qui dérive de la base du canalicule rénal primaire et indirectement de l'uretère primaire (canalicule collecteur de deuxième ordre).

Ce qui est intéressant est le fait suivant. De deux canalicules qui partent de la base du canalicule rénal primaire, le supérieur se dirige vers un cæcum émanant du lobe inférieur provenant du même canal segmentaire d'où dérive le canalicule rénal primaire. C'est justement le supérieur qui se dirige vers le lobe inférieur appartenant au même segment. Mais le canalicule inférieur, se dirige et se trouve de la même manière en relation avec le lobe supérieur dérivant de la vésicule moyenne du canal segmentaire immédiatement inférieur. On voit donc, qu'après le stade d'un seul canalicule rénal, par segment, les segments du rein ne correspondent plus aux canaux segmentaires.

Si on regarde les corpuscules de Malpighi et les cupules qui sont sur le point de s'en transformer, nous pouvons les réunir de deux manières :

A. En groupes composés d'un corpuscule de Malpighi et de deux cupules se regardant par leurs ouvertures. Nous avons ainsi un groupement des parties ayant la même origine, provenant de la vésicule moyenne d'un même canal segmentaire. Dans ce groupement, le corpuscule de Malpighi est situé vers l'extérieur et en bas.

B. En groupes composés d'un corpuscule de Malpighi et de deux cupules se regardant par leur fond. Nous avons ainsi des groupe-

ments correspondant aux segments rénaux et dans lesquels le corpuscule de Malpighi primaire est situé vers l'extérieur et en haut.

Comme chaque segment du rein se forme avec la participation des parties provenant de deux canaux segmentaires primitifs, il arrive qu'ils se trouvent *intersegmentaires* par rapport à ceux-ci. Ce fait nous explique pourquoi, dans les stades suivants, on trouve les vestiges de vésicules moyennes, auxquels se terminent les canalicules néphrostomiques, alternant avec les segments du rein. Chez *Acanthias* et *Squatina*, ces vestiges persistent et sont entourés d'un tissu lymphoïde qui provient du tissu mésenchymateux néphrogène.

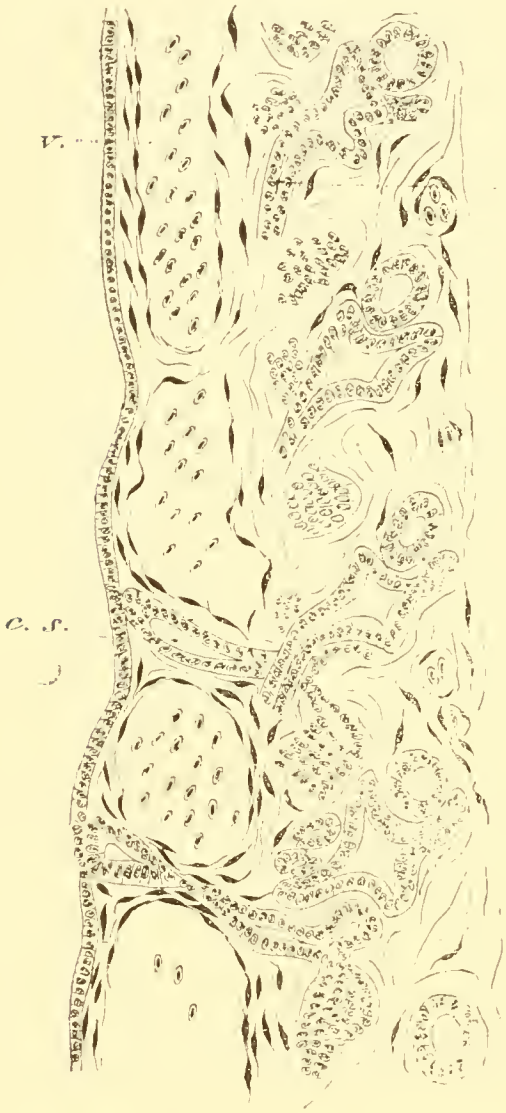


Fig. 19. *Acanthias vulgaris*, 4 cm. Une coupe frontale par quatre segments du rein gauche.

Donc, chez cet embryon, nous sommes sur le point de formation des canalicules rénaux secondaires. Les corpuscules de Malpighi secondaires ne sont pas encore formés et on constate en outre que chaque cupule, dérivée d'un lobe secondaire de la vésicule moyenne, présente ses bords légèrement repliés; aux dépens de ces bords pliés se sépareront les cupules qui sont l'origine des canalicules rénaux tertiaires.

On constate que les canalicules rénaux primaires sont déjà différenciés en zones. Dans les coupes voisines de la face dorsale du rein, la section des canalicules rénaux est plus large mesurant 0.mm.04—

0,mm.05 de diamètre; l'épithélium a 0,mm.015—0,mm.018 de hauteur; nous sommes dans la zone moyenne du canalicule rénal. Du côté ventral, on rencontre surtout les zones initiale et terminale des canalicules rénaux et les canalicules collecteurs; ces parties sont plus étroites ayant 0,mm.036 comme diamètre, leur épithélium a une hauteur plus faible (0,mm.011) et il est plus colorable. Il faut faire exception pour la partie initiale des canalicules rénaux en formation, qui est plus large que dans les canalicules complets; son épithélium est plus haut et ressemble à celui de la cupule d'où cette partie provient. En effet, la différenciation en zones ne s'accomplit qu'après la réunion des deux ébauches distinctes des canalicules rénaux et après un certain allongement de ceux-ci.

Fig. 20. Une coupe, provenant de la même série que la précédente, mais plus dorsale; A, groupe de corpuscules de Malpighi provenant de la même vésicule moyenne; B, groupe de corpuscules de Malpighi appartenant à un même segment rénal.

Je dois ajouter enfin, qu'après la formation des canalicules rénaux

secondaires, la partie terminale du canalicule rénal primaire mérite le nom de canalicule collecteur d'un segment du rein ou canalicule collecteur de premier ordre.

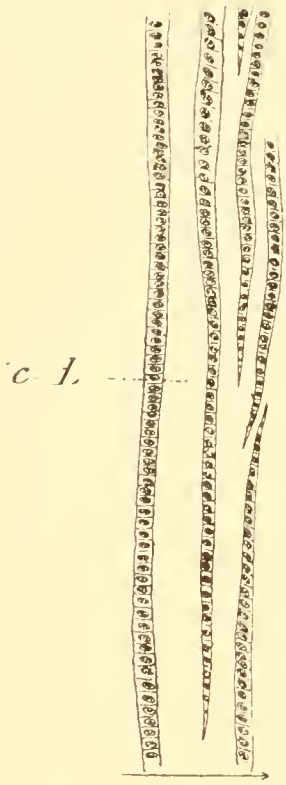


Fig. 21. *Acanthias vulgaris* ♂, 4,cm.5. Coupe sagittale par l'uretère primaire et par quelques canalicules collecteurs.

J'ai figuré de cet embryon deux coupes frontales par la partie ventrale du rein, sur une longueur de quatre segments. Dans la première (fig. 19), on est en présence de canalicules collecteurs. Dans l'autre (fig. 20), un peu plus dorsale que la première, on est en présence de corpuscules de Malpighi primaires et des cupules qui représentent l'ébauche des corpuscules de Malpighi et des parties initiales des canalicules rénaux secondaires.

Acanthias vulgaris 4,cm.5. On constate l'allongement encore plus prononcé des canalicules collecteurs par le procédé déjà décrit. Chez l'embryon mâle, dans la partie inférieure, plusieurs de ces canalicules arrivent déjà à être réunis respectivement par leurs bases dans un canal commun ou uretère proprement dit. Celui-ci nous représente donc une région de la partie dorsale de l'uretère primaire séparée du reste qui devient canal de Leydig. Chez la femelle, l'uretère primaire est complètement divisé suivant sa longueur en canal de Müller et canal de Wolff. Les canalicules collecteurs des segments inférieurs sont allongés aussi, mais un peu moins que chez le mâle. La figure 21 représente une coupe par la partie terminale de l'uretère primaire chez un embryon mâle et nous montre le processus de l'allongement des canalicules collec-

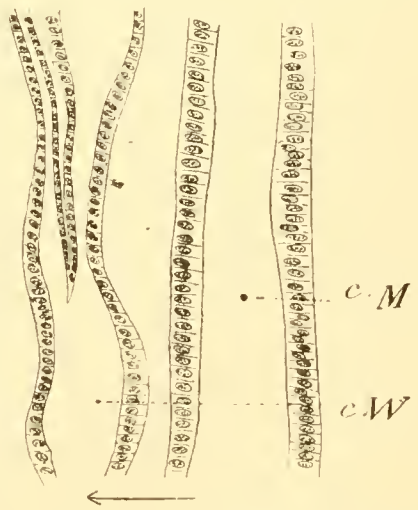


Fig. 22. *Acanthias vulgaris* ♀, 4,cm.5. Coupe sagittale par le canal de Muller, le canal de Wolff et un canalicule collecteur.

teurs inférieurs. La figure 22 provient de la même région d'un embryon femelle et nous montre en outre le canal de Müller.

Les masses épithéliales auxquelles aboutissent les canalicules néphrostomiques se présentent plus déchiquetées. Chacun des deux lobes rencontrés au stade précédent est plus éloigné de la petite vésicule ; mais à la face ventrale ils sont encore attachés à celle-ci par des courts pédoncules cellulaires solides (q.). En plus, chacun de ces lobes sépare deux autres de leurs côtés latéraux, de sorte qu'à leur place on observe maintenant des groupes de trois lobes. Parmi ceux-ci, le moyen est plus développé ; son fond se continue en un canalicule et lui-même est sur le point de se transformer en corpuscule de Malpighi. Donc à ce stade, nous trouvons comme dérivant de la vésicule moyenne : un corpuscule de Malpighi complet, deux en formation (secondaires) et quatre à l'état d'ébauche (tertiaires). Dans un segment du rein on rencontre maintenant trois canalicules rénaux.

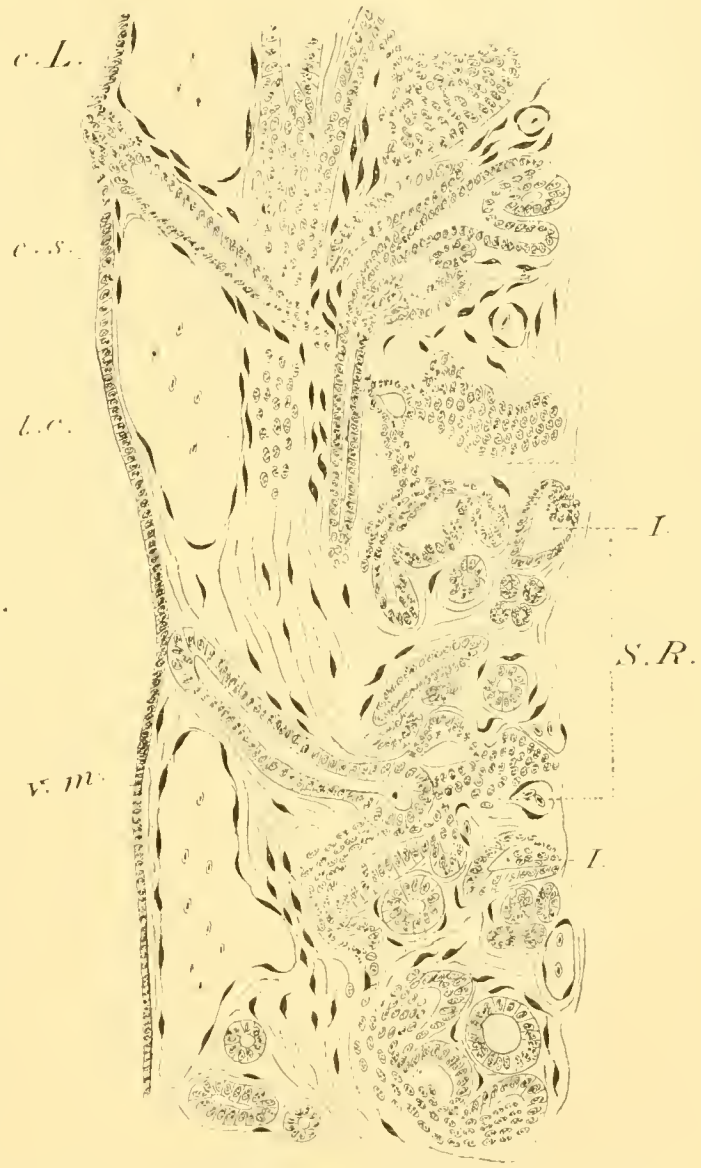


Fig. 23. *Acanthias vulgaris*, 4,cm.5. Une coupe frontale par trois segments rénaux.

Les deux petits lobes, formés aux dépens des parties latérales du lobe simple rencontré au stade précédent, appartiennent à un même segment rénal que celui-ci.

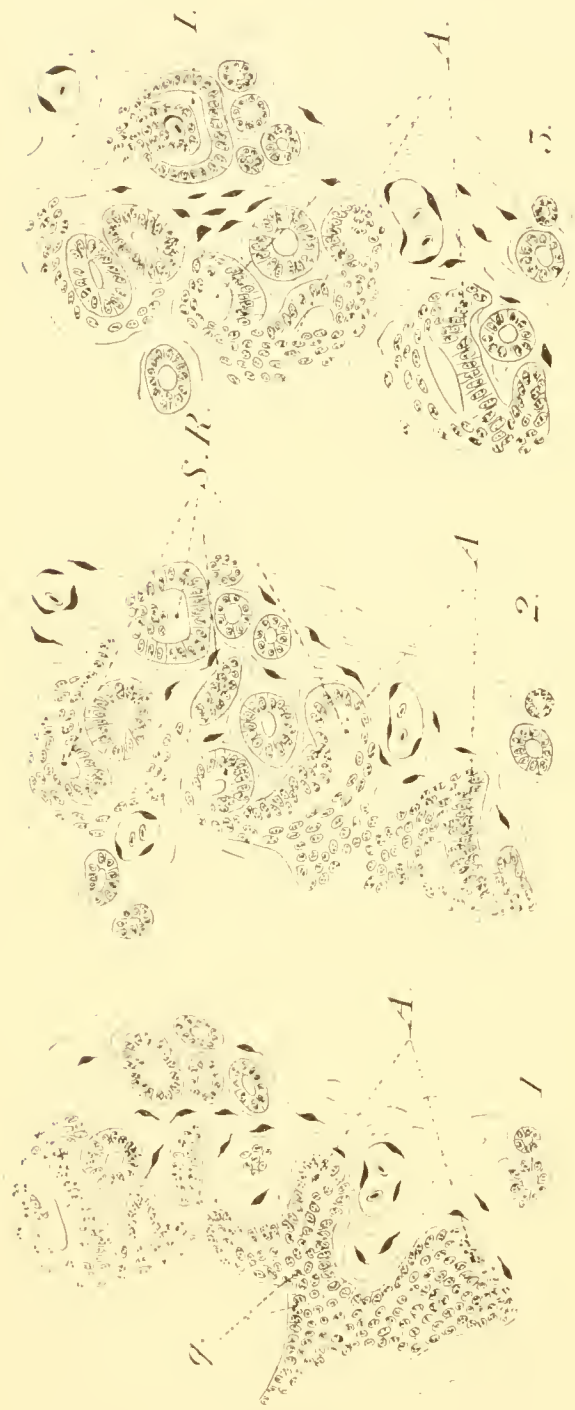


Fig. 24. *Acanthias vulgaris*, 4,cm.5. Coupes frontales en série par le rein gauche.

Nous pouvons grouper les corpuscules de Malpighi formés ou en formation de la même manière que dans le stade précédent. Nous constatons que la métamérie secondaire du rein s'accentue davantage. Dans chacun des segments du rein, le corpuscule de Malpighi primaire est situé vers l'extérieur et à sa partie supérieure ; les groupes de trois lobes ont respectivement la même situation qu'avaient les lobes simples au stade précédent.

Je donne dans la figure 23 une coupe frontale affectant trois segments rénaux de l'embryon mâle. La coupe est légèrement oblique vers la partie inférieure où elle est de plus en plus dorsale, mais elle intéresse surtout la face ventrale du rein. On constate l'aspect que présentent maintenant les lobes qui se sont séparés de la vésicule moyenne, leur arrangement, ainsi que leur division en cupules.

Dans la figure 24, j'ai représenté trois coupes frontales (1-3) en série

e la face ventrale vers la face dorsale du rein, pour observer pas à pas le processus de séparation et de division des lobes secondaires. Les lobes compris dans l'angle A dérivent de la même vésicule moyenne.

Les petites vésicules auxquelles aboutissent les canalicules néphrostomiques continuent à séparer en plusieurs points de leur face dorsale du tissu mésenchymateux embryonnaire. Les différents lobes en séparent aussi par leurs bords, de sorte qu'ils sont de plus en plus éloignés l'un de l'autre et les différents groupes, au contraire, sont de plus en plus rapprochés. Les différents lobes sont noyés dans ce tissu mésenchymateux. Dans chaque segment rénal, le groupe de cupules et de tissu néphrogène mésenchymateux dérivé du lobe inférieur de la vésicule moyenne appartenant au même segment primitif que le corpuscule de Malpighi primaire, est presque en contact avec le groupe dérivé du lobe supérieur de la vésicule moyenne immédiatement inférieure. De cette manière, nous avons dans chaque segment du rein un cordon néphrogène arciforme, mais un peu irrégulier parce que les différents lobes ne sont pas dans le même plan. Dès le commencement, les deux lobes, supérieur et inférieur, de la vésicule moyenne, après la séparation du corpuscule de Malpighi primaire, ne sont pas symétriques ni par rapport à celui-ci, ni par rapport à la petite vésicule. Il en est de même pour les séries résultées de ces lobes. D'abord, les groupes de trois lobes nous représentent des séries arciformes à convexité interne, mais ensuite le lobe moyen a une situation plus

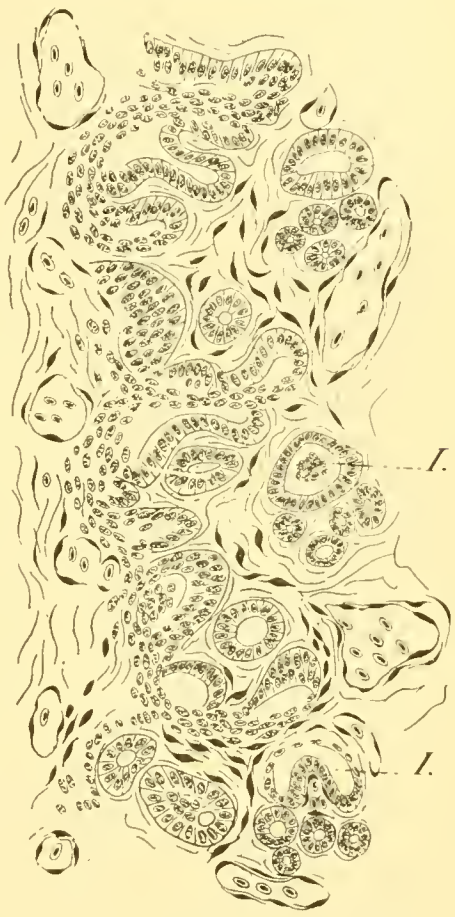


Fig. 25. *Acanthias vulgaris*, 4,cm.5. Coupe longitudinale par le rein, montrant le tissu néphrogène.

dorsale que les autres. On observe ce fait dans la figure 25 qui nous représente une coupe longitudinale par le rein, montrant un plan plus dorsal que la figure 23.

En regardant chaque groupe de trois cupules dérivées d'un lobe secondaire, on observe dans leur concavité la section d'un canalicule : c'est le canalicule rénal secondaire qui prolonge le fond de la cupule médiane.

Si on regarde une coupe de la face ventrale du rein, on constate des pelotons de canalicules alternant avec les vésicules auxquelles aboutissent les canalicules néphrostomiques. Si on suit le trajet d'un canalicule collecteur, en remontant, à l'endroit où il s'éloigne du canal de Leydig ou du canal de Wolff, on constate qu'il pénètre justement dans un de ces pelotons, se divise plusieurs fois et se continue par autant de canalicules de même aspect que lui. A ce stade, on constate trois canalicules continuant le canalicule collecteur et en outre quelques-uns en formation. Ces canalicules sont justement les parties terminales des canalicules urinaires et le peloton est formé par leurs circonvolutions.

En outre, si on part d'un corpuscule de Malpighi en suivant le trajet du canalicule rénal, on constate que la zone initiale de celui-ci descend d'abord dans le peloton et ce n'est qu'ensuite qu'elle se dirige vers la face dorsale et se continue avec la zone moyenne qui est plus dilatée et dont l'épithélium se compose de cellules plus grandes, presque cylindriques et moins colorables. Donc, à ce stade on distingue dans un canalicule rénal trois zones :

a) Une zone initiale faisant suite au corpuscule de Malpighi ;

b) Une zone moyenne dilatée ;

c) Une zone terminale qui aboutit au canalicule collecteur.

La première et la troisième de ces zones, dans leur plus grande partie, de même que le canalicule collecteur, occupent la face ventrale du rein, tandis que la zone moyenne occupe la face dorsale. Pour les canalicules urinaires dont les corpuscules de Malpighi ne sont pas encore complètement formés, l'épithélium de leur partie ini-

tiale présente le même aspect que l'épithélium des cupules dont ils proviennent ; la différenciation s'accomplit ensuite. Dans la première et dans la troisième zone, le canalicule rénal a 0,mm.036 de diamètre et l'épithélium a 0,mm.011 de hauteur. Dans la deuxième zone le canalicule a 0.mm.053 de diamètre et l'épithélium 0.mm.016.

La figure 26 nous représente une partie d'une coupe sagittale par un embryon d'*Acanthias* de 4.cm.5 de longueur. On voit le pédicule cellulaire solide (q) qui réunit encore un des lobes à la petite vésicule où aboutit le canalicule néphrostomique. On constate en outre que la partie dorsale du rein est formée surtout par la zone dilatée des canalicules rénaux.

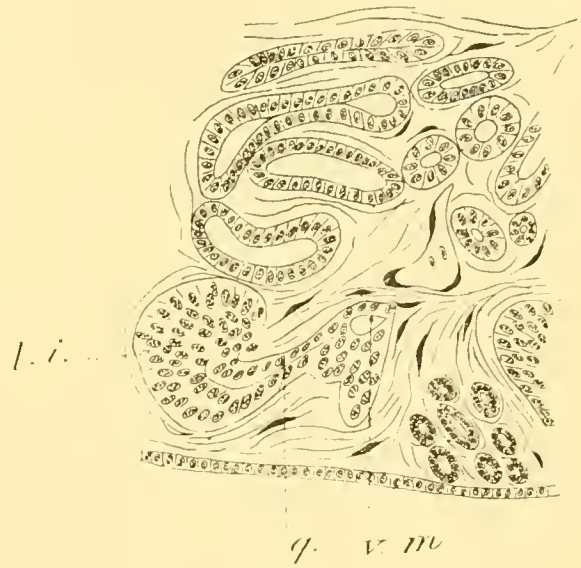


Fig. 26. *Acanthias vulgaris*, 4,cm.5 Coupe sagittale par le rein.

Les plis génitaux ont de 0,mm.1 à 0,mm.2 de hauteur. Les entonnoirs segmentaires appliqués contre ces plis présentent l'indication d'un bourgeonnement de leurs bords.

Dans la figure 27, j'ai donné une schéma qui représente d'une part le mode de formation des canalicules rénaux secondaires et d'autre part la fragmentation des lobes secondaires dérivés de la vésicule moyenne.

Chez des embryons d'*Acanthias vulgaris* de plus en plus développés, on assiste à l'accentuation des faits que j'ai indiqués.

Chez la femelle, le canal de Müller est complètement formé et séparé du canal de Wolff. Celui-ci reçoit les canalicules collecteurs supérieurs après un trajet très court. Les deux canaux de Wolff sont réunis à leur extrémité inférieure en un sinus commun. Les canalicules collecteurs des segments inférieurs, en nombre de 12 dont la partie terminale s'est allongée aux dépens de la paroi dorsale

du canal de Wolff, se dégagent complètement de celui-ci et arrivent à être respectivement réunis par leurs bases dans un canal collecteur commun ou uretère proprement dit. Ce dernier s'ouvre dans la partie supérieure du sinus urinaire.

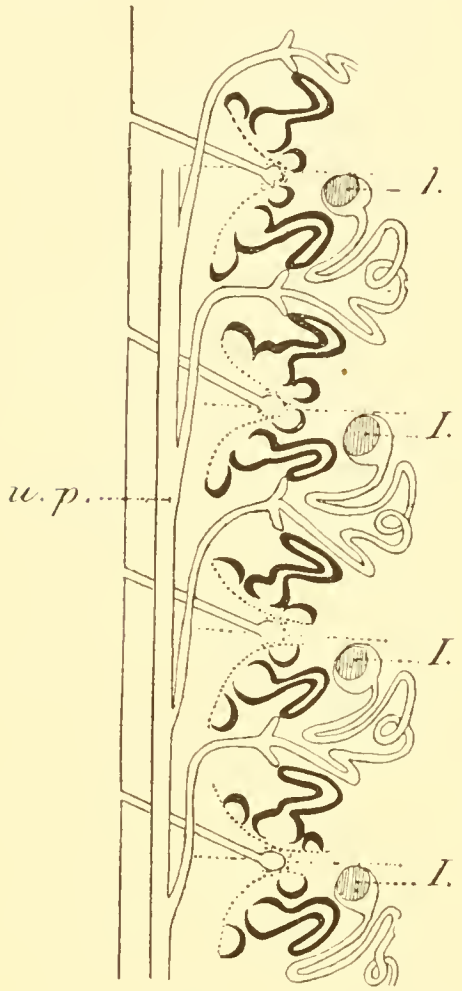


Fig. 27. Schéma montrant le développement du rein chez des embryons d'*Acanthias* mesurant 4cm. à 4,cm.5 de longueur. Formation des canalicules rénaux secondaires.

Chez le mâle, l'uretère proprement dit, formé de la même manière, est aussi séparé du canal de Leydig jusqu'à son extrémité inférieure. Là, les deux canaux s'ouvrent dans un petit sac dérivé de la partie terminale de l'uretère primaire renflée vers la face ventrale. Ces renflements représentent les utérus masculins et leurs extrémités inférieures se terminent par un orifice commun.

Les canalicules urinaires se multiplient de plus en plus, surtout dans la partie inférieure du rein. On constate toujours une ébauche double pour leur formation. Aux dépens des bords des différents lobes dérivés de la vésicule moyenne, ou directement dans le tissu mésenchymateux néphrogène se différencient des *cupules épithéliales* qui évoluent de la même manière que les cupules formées directement par les lobes épithéliaux. Le fond d'une cupule se prolonge en cæcum qui vient se mettre au contact d'un canalicule collecteur partant comme évagination de la base d'un canalicule rénal précédemment formé. Une fois les deux parties réunies, le canalicule urinaire résulté s'accroît par sa partie moyenne vers la face dorsale du rein, tandis que ses parties initiale et terminale se trouvent à la face ventrale où elles sont entremêlées

dans les pelotons, dont nous avons parlé, avec les régions correspondantes des autres canalicules rénaux. Ces pelotons alternent régulièrement avec les vestiges de vésicules moyennes segmentaires où aboutissent les canalicules néphrostomiques. Les glomérules se forment de la même manière que dans les cas précédents. L'ouverture de la cupule épithéliale est entourée par du tissu mésenchymateux qui l'obture, de sorte que la cupule présente maintenant l'aspect d'une vésicule dont une moitié n'est pas épithéliale. Cette dernière moitié est refoulée vers l'intérieur par suite d'une pénétration des éléments du tissu mésenchymateux environnant et d'un petit vaisseau ou lacune sanguine. Quelquefois une partie de la paroi épithéliale est refoulée aussi.

Chez un embryon mâle, mesurant 7.cm.3 de longueur, j'ai constaté dans la majorité des segments rénaux l'existence de sept canalicules urinaires par segment : un canalicule rénal primaire, deux secondaires et quatre tertiaires. Dans ces quatre derniers, les corpuscules de Malpighi ne sont pas encore achevés et leur partie initiale présente des caractères embryonnaires : l'épithélium est haut et offre le même aspect que celui des cupules dont il dérive. Le corpuscule de Malpighi primaire est situé à la partie supérieure du segment rénal, du côté externe et a une situation plus dorsale que les autres. Il est en même temps plus grand, son diamètre est de 0,mm.19, tandis que les autres corpuscules de Malpighi ont 0,mm.13—0mm.15 de diamètre. En ce qui concerne la situation de ceux-ci, on peut les considérer maintenant comme formant une série arciforme à convexité interne, mais plutôt comme deux séries concentriques : une pour les corpuscules de Malpighi secondaires et l'autre pour les corpuscules de Malpighi tertiaires. Les bords de ces derniers sont en continuité avec le tissu néphrogène, origine de canalicules rénaux quaternaires, et l'ensemble nous représente dans chaque segment un cordon arciforme régulier. Les corpuscules de Malpighi secondaires sont situés un peu plus du côté externe que les tertiaires et ont une situation un peu plus dorsale que ceux-ci. Les corpuscules de plus en plus

récents ont une situation de plus en plus ventrale et sont de plus en plus rapprochés de la ligne médiane. Entre les corpuscules de Malpighi tertiaires et aux dépens des bords des cupules qui leur ont donné naissance, ou aux dépens du tissu néphrogène mésenchymateux dérivé d'elles, se différencient des cupules qui nous représentent les ébauches des corpuscules de Malpighi et de la partie initiale des canalicules urinaires quaternaires.

Les différents canalicules rénaux sont entremêlés dans leur trajet. Pourtant, par rapport au canalicule rénal primaire, et en tenant compte de leur mode de formation, on peut considérer une moitié des autres canalicules urinaires du segment rénal comme supérieurs et l'autre comme inférieurs. Les supérieurs dérivent complètement du même canal segmentaire que le canalicule rénal primaire, tandis que les inférieurs ont formé leur partie initiale et leurs corpuscules de Malpighi aux dépens du lobe supérieur de la vésicule moyenne du canal segmentaire immédiatement inférieur.

Les canalicules néphrostomiques aboutissent à des vestiges de vésicules segmentaires. Ces vésicules alternent avec les cordons arciformes de tissu néphrogène et sont plus voisines de la face ventrale que ceux-ci. Tandis que la paroi ventrale des vésicules est complètement épithéliale, sa paroi dorsale est discontinue et réunie aux cordons néphrogènes par des pédoncules cellulaires pleins. Comme situation, les vésicules se trouvent sur les veines rénales éfférentes, à la face ventrale du rein entre les segments de celui-ci. Par rapport aux corpuscules de Malpighi primaires, elles ont une situation plus ventrale, plus interne et légèrement plus supérieure. Les corpuscules de Malpighi, situés respectivement en haut et en bas d'une de ces vésicules, dérivent d'un même canal segmentaire, mais appartiennent à deux segments rénaux différents. Les vésicules communiquent avec la cavité générale, mais elles ne communiquent pas avec le rein.

La figure 28 représente une coupe frontale légèrement oblique par la partie moyenne du rein de l'embryon d'*Acanthias* mesurant 7,cm.3 de longueur. Cette coupe correspond à un peu plus de deux

segments. Je l'ai combinée d'après trois coupes successives. La partie supérieure de la figure nous représente un plan un peu plus ventral que la partie inférieure.

Le nombre de canalicules rénaux s'accroît de plus en plus, au fur et à mesure que nous nous adressons à des embryons de plus en plus développés. Chez un embryon d'*Acanthias* de 8 cm. de longueur, j'ai observé dans les segments inférieurs du rein 7 corpuscules de Malpighi complets et 4 à 6 en formation. Chez un embryon de 10 cm., j'ai trouvé dans les mêmes segments 7 corpuscules de Malpighi formés et 6 à 8 en

Fig. 28. *Acanthias vulgaris*, 7,cm.3. Une coupe frontale par le rein gauche.

formation. Les zones étroites (initiale et terminale) des canalicules rénaux sont situées vers la face ventrale du rein et surtout du côté externe ; la zone moyenne dilatée à la face dorsale et surtout du côté interne. Les cordons de tissu néphrogène s'approchent de plus en plus de la ligne médiane. La figure 29 nous représente une coupe légèrement oblique de haut en bas et de la face dorsale vers la face ventrale, passant par trois segments rénaux du côté gauche chez un embryon d'*Acanthias vulgaris* mesurant 8 cm. de longueur. On constate la disposition régulière des cordons de tissu néphrogène et leurs rapports avec les vestiges de vésicules segmentaires. On constate en outre que le corpuscule de Malpighi primaire n'occupe plus la limite supérieure du segment rénal. Au fur et à mesure que des canalicules nouveaux se développent, il est refoulé par ceux-ci vers le milieu du segment.

Fig. 29. *Acanthias vulgaris*, 8 cm. Coupe longitudinale oblique à travers trois segments du rein gauche.

Dans la figure 30, j'ai représenté d'une manière schématique l'arrangement des corpuscules de Malpighi et des canalicules rénaux complètement formés, tel qu'on l'observe chez cet embryon. Les

7 corpuscules qui sont compris dans l'angle A proviennent d'une même vésicule moyenne.

La figure 31 représente une coupe intéressant la partie supérieure du rein droit d'un embryon mâle mesurant 10 cm. Les canalicules néphrostomiques de cette région commencent leur transformation en vaisseaux efférents. A la place des entonnoirs appliqués contre le testicule on observe des canalicules qui s'avancent l'un vers l'autre. A l'autre extrémité, les vestiges de vésicules segmentaires sont en relation par des cordons cellulaires avec des corpuscules de Malpighi en formation. Donc, chez *Acanthias*, les canalicules rénaux, au moyen desquels s'établira une communication entre le testicule et le canal de Leydig, sont parmi ceux qui se forment en dernier lieu.

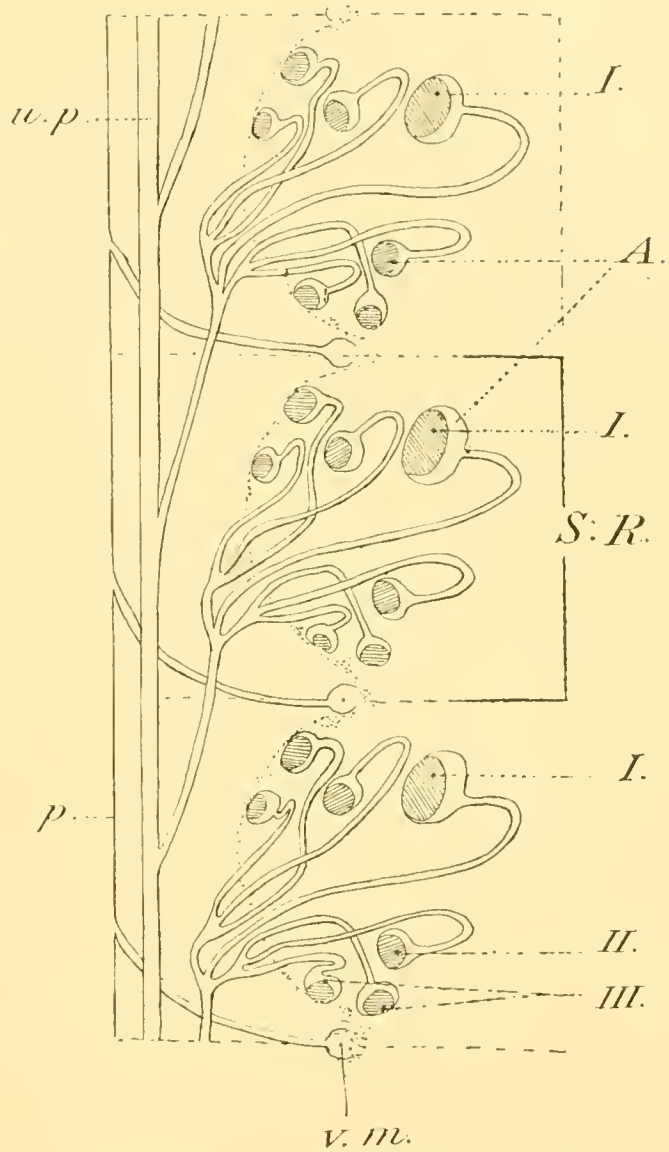


Fig. 30. Schéma, représentant trois segments du rein chez l'embryon d'*Acanthias*, mesurant environ 8 cm. de longueur.

Chez un embryon d'*Acanthias* mesurant 19 cm., j'ai observé dans les segments inférieurs du rein environ 15 à 20 corpuscules de Malpighi formés et 7 à 9 en formation. Les vestiges de vésicules segmentaires sont légèrement lobés. Le tissu mésenchymateux néphrogène est très abondant à la face ventrale du rein et entoure les cana-

licules rénaux. Aux dépens de ses éléments se différencient des cupules. Nous constatons donc que ce tissu mésenchymateux est néphrogène, non seulement en participant à la formation des corpuscules de Malpighi, mais aussi bien à la formation des canalicules mêmes. Ce fait est très évident chez les embryons avancés et nous le rencontrons plus évident encore chez *Scyllium* et *Raia*.

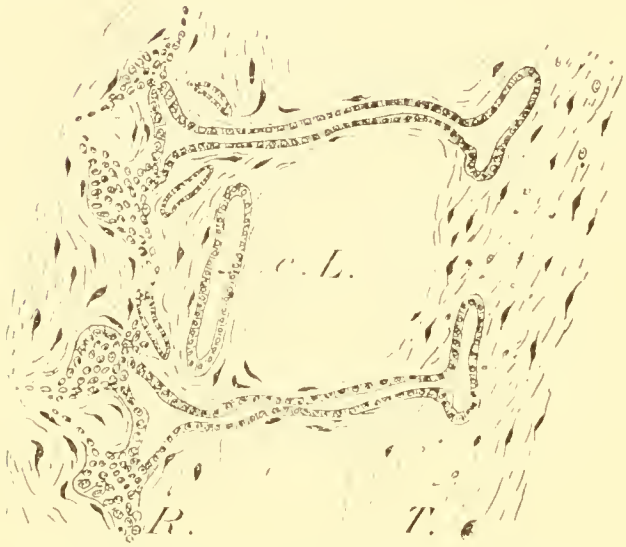


Fig. 31. *Acanthias vulgaris* ♂, 10 cm ; Formation des ébauches du canal central du testicule.

Dans des coupes transversales, on voit qu'on peut diviser le rein en deux moitiés : une moitié externe et ventrale (1) et une moitié interne et dorsale (2). La limite entre ces deux parties est représentée par les corpuscules de Malpighi. Dans la première de ces parties, on rencontre les zones étroites des canalicules urinaires, dans la deuxième, surtout la zone dilatée de ceux-ci. J'ai représenté schématiquement cette division dans la figure 32.

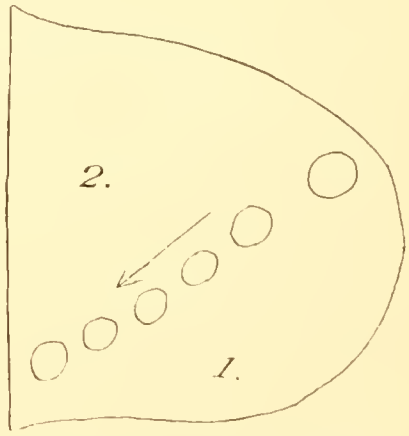


Fig. 32. Schéma montrant la limite entre la moitié interne et dorsale et la moitié externe et ventrale du rein.

La figure 33 représente une coupe transversale par un segment inférieur du rein, chez un embryon femelle d'*Acanthias*, ayant 9 cm. de longueur. On voit un canalicule rénal en formation, dont on constate l'ébauche double.

Dans la figure 34, j'ai représenté schématiquement le trajet d'un canalicule rénal, dans un plan sagittal. Si on compare le trajet de ce

canalicule avec celui d'un canalicule en formation (fig. 33), comme celui-ci s'accroît par sa partie moyenne vers la face dorsale, il est explicable pourquoi la zone initiale et la zone terminale se trouvent entremêlées à la face ventrale du rein.

La figure 35 nous représente une coupe oblique par la partie ter-

Fig. 33. *Acanthias vulgaris*, ♀; 9 cm. Une coupe transversale par le rein droit.

minale des canaux de Müller et des canaux de Wolff, chez un embryon femelle ayant 7,cm.8 de longueur. Les canaux de Müller se trouvent à la partie ventrale du rein et ont un contour ellipsoïdal; le grand diamètre est de 0,mm.27, le petit diamètre de 0,mm.13. L'épithélium a une hauteur de 0,mm.048. Le canal de Wolff a 0,mm.12 de diamètre et son épithélium une hauteur de 0,03—0,035 mm. Les canaux de Müller ne communiquent pas encore avec le cloaque. Les canaux de Wolff aboutissent par leur partie infé-

rieure dans un sinus commun qui a une largeur de 0,mm.12. L'uretère définitif s'ouvre dans le canal de Wolff de son côté interne à 0,mm.38 en haut de l'ouverture de celui-ci dans le sinus.

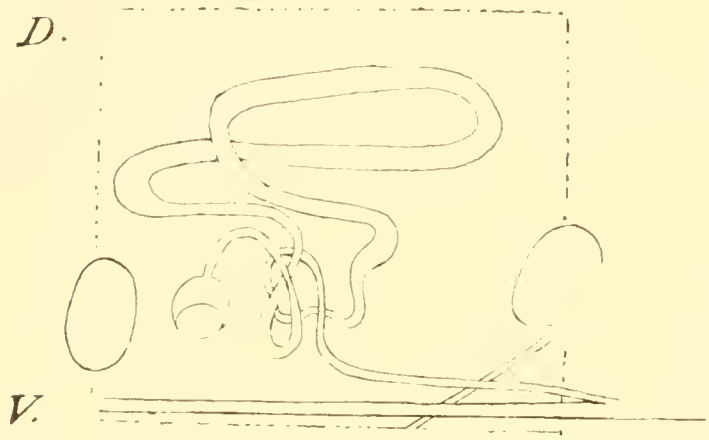


Fig. 34. Schéma montrant le trajet d'un canalicule rénal.

En ce qui concerne d'autres détails sur les différentes zones des canalicules rénaux et leurs caractères histologiques, je n'ai rien à ajouter à ce qu'on trouve dans le mémoire de Haller (**1901**).

Mustelus vulgaris 0,cm.75. J'ai constaté, par des coupes transversales, dans le septième, le huitième et le neuvième segment, d'un côté et de l'autre, trois évaginations du feuillet mésodermique pariétal, à la limite des plaques latérales et des segments primordiaux. Ces évaginations sont confondues vers l'extérieur dans une masse cellulaire commune. Celle-ci se prolonge vers le bas, entre l'ectoderme et le mésoderme, sous la forme d'un cordon cellulaire plein de plus en plus étroit. Le cordon mesure 0,mm.2 de longueur. La masse cellulaire commune, de même que le cordon sont en contact avec l'ectoderme, mais je n'ai constaté aucune participation de celui-ci à leur formation. On constate dans la figure 36, que je donne de ce embryon, que les pièces inter-

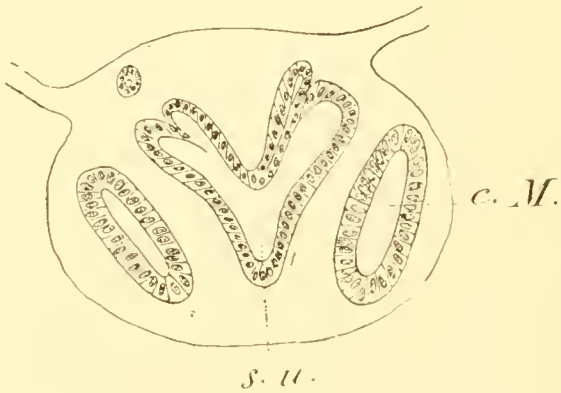


Fig. 35. *Acanthias vulgaris* ♀; 7,cm.8. Coupe oblique à travers les canaux de Müller et le sinus urinaire.

médiaires ne sont nullement distinctes à ce stade. On peut considérer les évaginations comme appartenant aussi bien à la partie ventrale des segments primordiaux qu'à la partie dorsale des plaques latérales. Chez un autre embryon de même taille, les évaginations appartenaient plutôt à la partie ventrale des segments primordiaux. Donc, je peux confirmer l'observation de Rabl (1896), que ces évaginations se trouvent d'abord à la partie ventrale des segments primordiaux et que c'est par suite de l'accroissement de la paroi latérale de ceux-ci, qu'elles se trouvent ensuite à la partie dorsale de la cavité générale, ce que j'ai constaté chez l'embryon suivant mesurant 0,cm.85. J'ai exprimé ce fait schématiquement dans la figure 37.

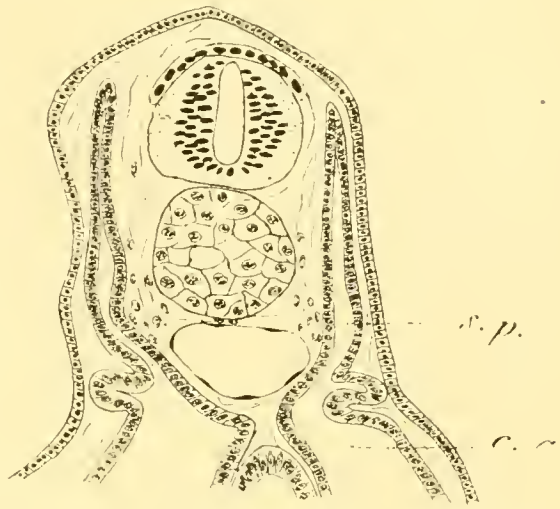


Fig. 36. *Mustelus vulgaris*, 0,cm.75. Coupe transversale au niveau de l'origine de l'uretère primaire.

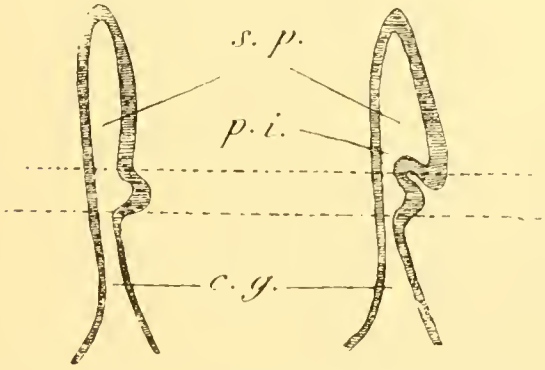


Fig. 37. Schéma, montrant l'individualisation de la pièce intermédiaire.

Mustelus vulgaris 0.cm.85. Les évaginations du stade précédent sont en partie confondues et la masse cellulaire commune est creusée d'une cavité. Il y a deux évaginations du côté droit de l'embryon et une seule du côté gauche. Ces évaginations se dirigent vers l'extérieur et se continuent en bas avec un canal mesurant maintenant 2 mm. de longueur. Il procède du cordon cellulaire plein dans lequel s'est creusée une lumière faisant suite à celle des évaginations. Ce canal est l'uretère primaire et il y en a un de chaque côté.

Mustelus vulgaris 2 cm. Trois embryons ont été débités : l'un en coupes transversales, l'un en coupes longitudinales frontales et l'autre en coupes longitudinales sagittales.

Chacun des uretères primaires débute dans la cavité générale par un seul orifice représentant les cavités fusionnées des évaginations des stades précédents. Les orifices des deux côtés sont éloignés, mais leurs bords sont étalés l'un vers l'autre. Autour des orifices, l'épithélium de leurs bords présente la même hauteur que l'épithélium de l'uretère primaire, mais il diminue progressivement jusqu'à se confondre avec celui du péritoine. La partie inférieure de l'uretère primaire est plus dilatée que le reste. Tandis que dans presque tout son trajet la largeur de ce conduit est de 0,mm.053, dans la partie terminale la largeur est de 0,mm.08. On commence à voir se former des canaux segmentaires, à raison de un par segment, à partir de celui qui contient l'orifice péritonéal de l'uretère primaire ; on compte en tout 34 canaux segmentaires en formation. Le premier est peu indiqué. Le tube cœlomique provenant de la pièce intermédiaire de ce segment n'arrive pas au contact de la paroi de l'uretère primaire. Il est formé de cellules de très faible hauteur dont plusieurs se confondent avec les cellules conjonctives environnantes. Il est probable que ce tube s'atrophie ensuite. A partir du deuxième segment rénal, les tubes cœlomiques dérivés des pièces intermédiaires sont étroits vers leur communication avec la cavité générale et élargis à leur autre extrémité. Le deuxième arrive au contact de la paroi de l'uretère primaire mais il est nettement séparé de celle-ci. A partir du troisième segment rénal, chaque tube cœlomique présente une évagination en forme de cæcum, formée par sa paroi ventrale, près de son fond ou en continuant celui-ci. L'évagination se termine à une masse cellulaire pleine au contact de la paroi dorsale de l'uretère primaire. Celui-ci présente des légers renflements au niveau de ces masses et sa lumière se continue un peu dans leur base. Les cellules de ces masses se confondent d'une part avec les cellules qui forment l'extrémité aveugle du

cæcum parti du tube cœlomique et d'autre part avec les cellules de la paroi de l'uretère primaire. Par conséquent les masses cellulaires ont une origine double, à la fois produit du cæcum cœlomique et à la fois produit de l'uretère primaire. Ces masses ou ponts cellulaires ne sont pas encore creusées d'une lumière. Je crois utile de comparer la description que je donne sur ces embryons de *Mustelus*, avec la description donnée par Semper (1875) sur un embryon de la même espèce, mesurant 1,cm.9 de longueur. On lit à la page 299 de son mémoire :

« Die beiden Tubentrichter sind noch (relativ) weit von einander getrennt ; sie gehen ohne alle Unterbrechung in den primären Urnierengang über ; an ihn setzen sich in regelmässigen Abständen kurze Harngänge an, über welche die blinden kolbenformigen Enden des Segmentalganges hinausgreifen. Die Richtung dieser letzteren ist schräg, und der über die kurze Verbindungsbrücke hinausgreifende Blindsack meist platt, mit weitem Lumen und hart an die erwähnte Brücke angelehnt. Hier und da scheint die Höhlung des Urnierenganges schon in diese Brücken überzugehen ; indessen war dies nicht mit Sicherheit zu entscheiden, während freilich bei Embryonen von 2,1 und 2,3 cm. Länge diese Verbindung äusserst deutlich ist. » Semper appelle conduit segmentaire le tube cœlomique et conduit urinaire l'évagination formée par celui-ci. Il reconnaît dans plusieurs passages de ses mémoires, que la réunion entre le cæcum segmentaire et l'uretère primaire (Urnierengang) s'accomplit par l'accroissement des deux parties. Ce qu'il importe avant tout de retenir, c'est le fait d'une participation (peu importe dans quelle mesure) de l'uretère primaire à la formation des canaux segmentaires.

Enfin, je dois ajouter que les ponts cellulaires des 12 ou 13 segments inférieurs sont plus allongés que les autres et sont réunis par leurs bases en un cordon cellulaire qu'on observe à la face interne et dorsale de l'uretère primaire et qui est alternativement plus large et plus étroit. Il ne m'a pas été possible de distinguer une lumière dans ce cordon, mais il semble dériver, du moins en grande partie, de la paroi dorsale de l'uretère primaire. La figure 38 montre une série

de trois coupes provenant du cinquième segment rénal du côté gauche de l'embryon débité en coupes transversales. On voit d'une part, le tube cœlomique, qui plus étroit d'abord, remonte vers la face dorsale où il est plus dilaté. D'autre part, on voit l'uretère primaire et en partie la masse cellulaire sur la face dorsale et interne de ce

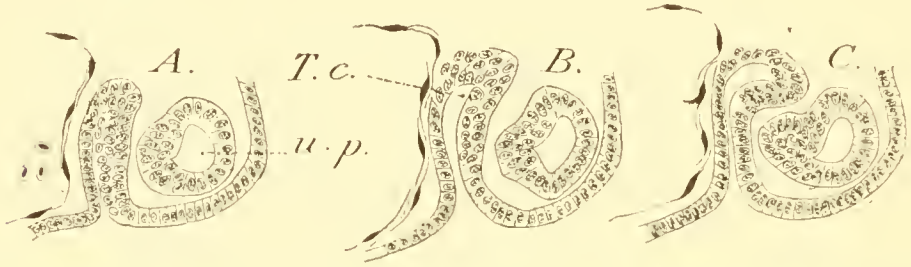


Fig. 38. Coupes par un canal segmentaire en formation, chez *Mustelus vulgaris*.

dernier. A ce niveau le contour et la lumière de l'uretère primaire ne sont plus circulaires. Il est un peu plus dilaté et les cellules de sa paroi se continuent et se confondent avec celles de la masse cellulaire. Sa lumière se continue aussi dans la base de celle-ci. La figure 39 représente deux coupes provenant d'autres segments et dessinés à un plus fort grossissement.

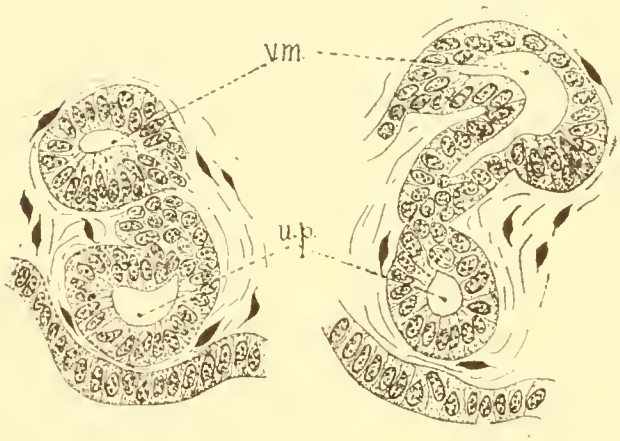


Fig. 39. Coupes par des canaux segmentaires en formation, chez *Mustelus vulgaris*.

Dans les figures 40 et 41 on constate le cordon cellulaire (u), situé du côté interne et dorsal de l'uretère primaire, et qui est l'origine de l'uretère définitif.

La figure 42, montre en A des renflements alternatifs de l'uretère primaire, correspondant aux masses cellulaires. En B, on voit des parties différentes appartenant à trois canaux segmentaires successifs.

Mustelus vulgaris 3,cm.5. Deux embryons ont été débités en

coupes longitudinales frontales. Chez l'un d'entre eux, l'uretère primaire était divisé en deux suivant sa longueur dans la moitié supérieure de son trajet. Il s'agit donc d'un embryon femelle. A la limite de la division de l'uretère primaire en canal de Wolff et canal de Müller, on constate que la lumière de ce dernier est plus réduite que celle du canal de Wolff. L'épithélium de la paroi ventrale de l'uretère primaire est plus haut (0,mm.026) que celui de sa paroi dorsale (0,mm.016). La paroi du canal de Wolff est en continuité parfaite avec la partie terminale des canalicules rénaux et présente le même aspect que celle-ci. Chez les deux embryons, l'uretère définitif est séparé sur presque toute sa longueur de l'uretère primaire, qui devient canal de Wolff ou canal de Leydig. L'état du développement du rein est semblable à celui qu'on observe chez des embryons d'*Acanthias* d'une longueur voisine.

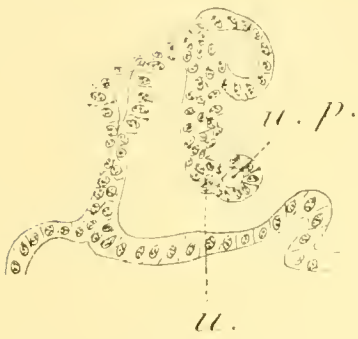


Fig. 40. *Mustelus vulgaris*, 2 cm. Coupe transversale par un canal segmentaire de la partie inférieure du tronc.

On observe dans chaque segment rénal un groupe de trois lobes en forme de cupules (corpuscules de Malpighi en formation). L'arrangement respectif des lobes (fig. 43) coïncide avec celui que nous avons observé chez *Acanthias*. Ce ne sont que des corpuscules externes (primaires) qui possèdent des glomérules en formation. Dans plusieurs segments ces corpuscules de Malpighi ne sont pas complètement séparés de deux autres et leur cavité communique avec la lumière de

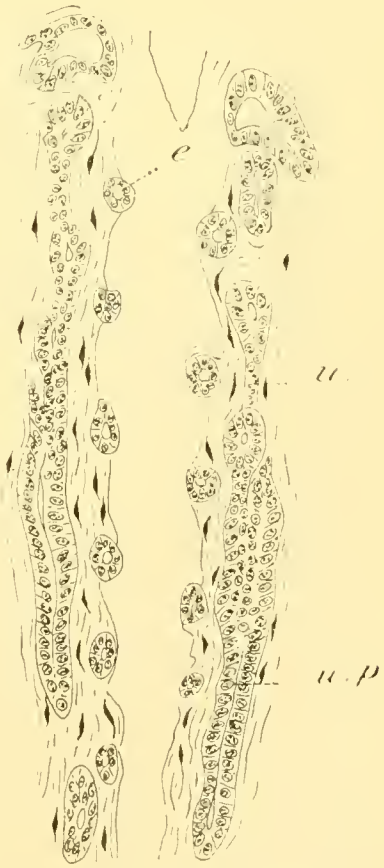


Fig. 41. *Mustelus vulgaris*, 2 cm. Coupe frontale par plusieurs segments rénaux inférieurs.

ceux-ci, et quelquefois avec le canalicule néphrostomique. Dans la partie supérieure du tronc, et surtout chez l'embryon femelle, la séparation des lobes est tout à fait incomplète. Le lobe externe seul est mieux individualisé, mais sa lumière se confond avec celle du reste de la vésicule moyenne; les deux autres lobes se présentent comme des bourgeons d'un côté et de l'autre du lobe primaire (fig. 43, B). Des entonnoirs et des canalicules néphrostomiques existent tout le long du corps. Plusieurs, surtout parmi ceux de la partie inférieure du corps, se présentent sous la forme de cordons pleins.

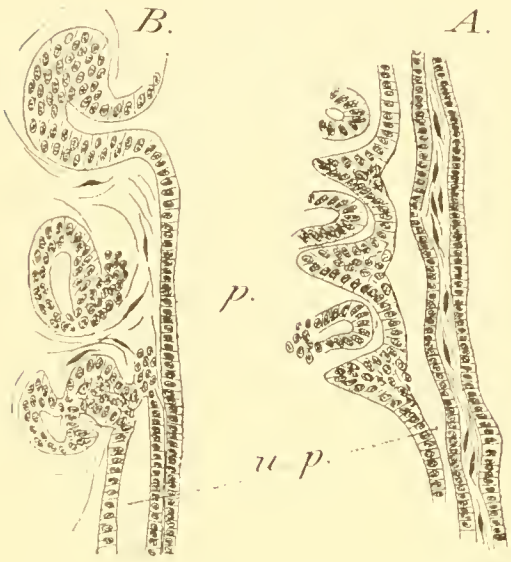


Fig. 42. *Mustelus vulgaris*, 2 cm. Coupes sagittales par trois segments rénaux.

Donc, dans plusieurs segments le canalicule rénal primaire n'est pas encore complètement formé et séparé du reste du canal segmentaire. Les cupules, qui sont l'origine des canalicules rénaux secondaires, présentent leur fond allongé en un petit cæcum qui s'adosse à un renflement de la partie terminale du canalicule rénal primaire.

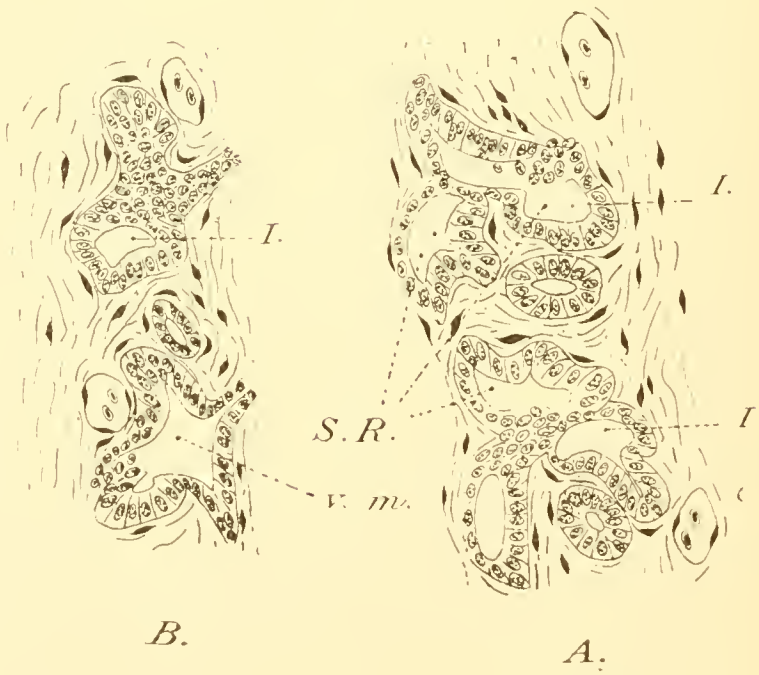


Fig. 43 A; *Mustelus vulgaris*, 3,cm.5. Coupe frontale par deux segments rénaux inférieurs, du côté droit.

Fig. 43 B; *Mustelus vulgaris*, 3,cm.5. Coupe frontale par deux segments rénaux supérieurs, du côté gauche.

La figure 43, A, présente doux groupes de corpuscules de Malpighi en formation, provenant de deux canaux segmentaires successifs. Les corpuscules réunis en S. R. appartiennent à un même segment du rein.

Scyllium canicula 0.cm.9. L'uretère primaire se présente comme un cordon étendu sur presque toute la longueur du corps, entre l'ectoderme et le feuillet mésodermique pariétal. Je n'ai constaté aucun rapport entre ce cordon et l'ectoderme. Il commence dans la partie supérieure par un renflement creux qui communique par deux orifices avec la cavité générale. Les segments primordiaux communiquent largement avec la cavité générale, donc les tubes cœlomiques ne sont pas encore individualisés.

Scyllium canicula 2 cm. L'uretère primaire est alternativement plus large et plus étroit vers la face dorsale ; il commence à gauche par deux orifices dans la cavité générale et à droite par un seul. Le premier tube cœlomique, provenant des pièces intermédiaires qui se sont séparées des segments primordiaux, se trouve dans le segment faisant immédiatement suite à celui qui contient les orifices péritonéaux des uretères primaires ; ce tube cœlomique est rudimentaire. Les cinq suivants sont des simples cæcums qui se dirigent en ligne droite vers l'uretère primaire. Mais, dans les 21 segments suivants le processus est plus avancé. L'ampoule terminale dilatée du tube cœlomique est remontée par suite de la formation d'une évagination ou bourgeon au contact de la paroi de l'uretère primaire. Au point de contact avec ces évaginations, l'uretère primaire a une section ovalaire et l'épithélium de sa face dorsale est plus haut que celui de la face ventrale ; ainsi il mesurait 0.mm.016 de hauteur dans ces points de la face dorsale et 0.mm.011 à la face ventrale. Je dois ajouter que l'évagination de l'ampoule du tube cœlomique, arrivant à la surface de l'uretère primaire, descend un peu et c'est ensuite qu'on constate le renflement de celui-ci et sa participation à la réunion ; l'épithélium est plus haut dans ces points et j'ai constaté des cellules en division (fig. 44).

Scyllium canicula 2,cm.2. Chacun des uretères primaires débute par un seul orifice dans la cavité générale. Dans leur partie terminale ils sont plus renflés que dans le reste de leur trajet.

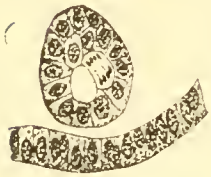


Fig. 44. *Scyllium canicula*, 2 cm. Coupe transversale par l'uretère primaire à l'endroit de réunion avec un tube cœlomique.

L'appareil excréteur est représenté par des canaux segmentaires communiquant avec l'uretère primaire. J'ai compté 29 paires de canaux segmentaires complets et 2 paires de canaux rudimentaires dans la région caudale. Aux endroits de communication avec les parties terminales des canaux segmentaires, le contour de l'uretère primaire est ovale, étant un peu dilaté vers sa face dorsale. Le processus de développement est plus avancé dans la partie inférieure du tronc. Dans cette région, la partie de la vésicule moyenne qui formera le corpuscule de Malpighi primaire (I) est reconnaissable : c'est la partie terminale de l'ampoule en continuité avec le canalicule de réunion. D'un côté et de l'autre de cette ébauche du corpuscule de Malpighi primaire, on constate deux bourgeons qui sont les ébauches des corpuscules de Malpighi et des canalicules rénaux secondaires. En remontant vers la partie supérieure du tronc, on voit que ces bourgeons sont de moins en moins indiqués, les canaux segmentaires sont typiquement développés et

Fig. 45. *Scyllium canicula*, 2,cm.2. A, Coupes frontales par plusieurs canaux segmentaires de la partie supérieure du tronc ; B, idem, dans la partie inférieure du tronc.

communiquent largement avec la cavité générale (fig. 45).

Les glandes génitales se présentent sous la forme des cordons ayant 0,mm.08 de hauteur. Les cellules progerminatives occupent leur face ventrale et ont 0,mm.021 de diamètre.

Scyllium canicula 2,cm.5. L'appareil excréteur est encore représenté par des canaux segmentaires typiquement développés. Le canalicule de réunion est plus allongé que dans le stade précédent et les bourgeons qui sont l'origine des canalicules rénaux secondaires (II) sont plus développés (fig. 46).

Fig. 46. *Scyllium canicula*, 2,cm.5. Coupe frontale par trois canaux segmentaires.

Scyllium canicula 3 cm. Cet embryon a été débité en coupes frontales. Dans chaque canal segmentaire, le lobe externe provenant du fond de l'ampoule cœlomique est transformé en corpuscule de Malpighi primaire. On constate que le mode de formation du rein commence par être différent de celui que nous avons observé chez *Acanthias*, au même degré de développement. Le corpuscule de Malpighi primaire ne se sépare pas immédiatement après sa formation du reste du canal segmentaire ; au contraire, il communique avec celui-ci. Le canalicule néphrostomique arrive à une petite vésicule qui est en relation : d'une part, avec les lobes qui sont l'origine des canalicules rénaux secondaires situés sur ses côtés supérieur et inférieur et d'autre part, avec le corpuscule de Malpighi primaire par l'intermédiaire d'un

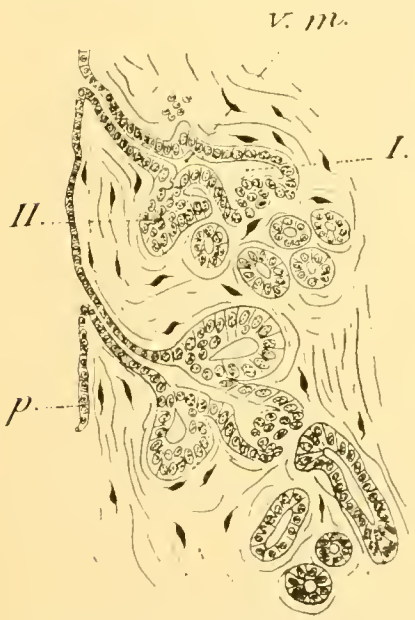


Fig. 47. *Scyllium canicula*, 3 cm. Coupe frontale par deux segments rénaux.

court canalicule (*canalicule intermédiaire*). La petite vésicule est le dernier vestige de la vésicule moyenne du canal segmentaire, après l'individualisation des lobes qui sont l'origine des canalicules rénaux. L'arrangement des lobes est le même que chez *Acanthias*. Dans la figure 47, qui provient d'une série de coupes frontales par la partie inférieure du rein de cet embryon, on constate que les canalicules rénaux primaires sont maintenant en communication avec la cavité générale.

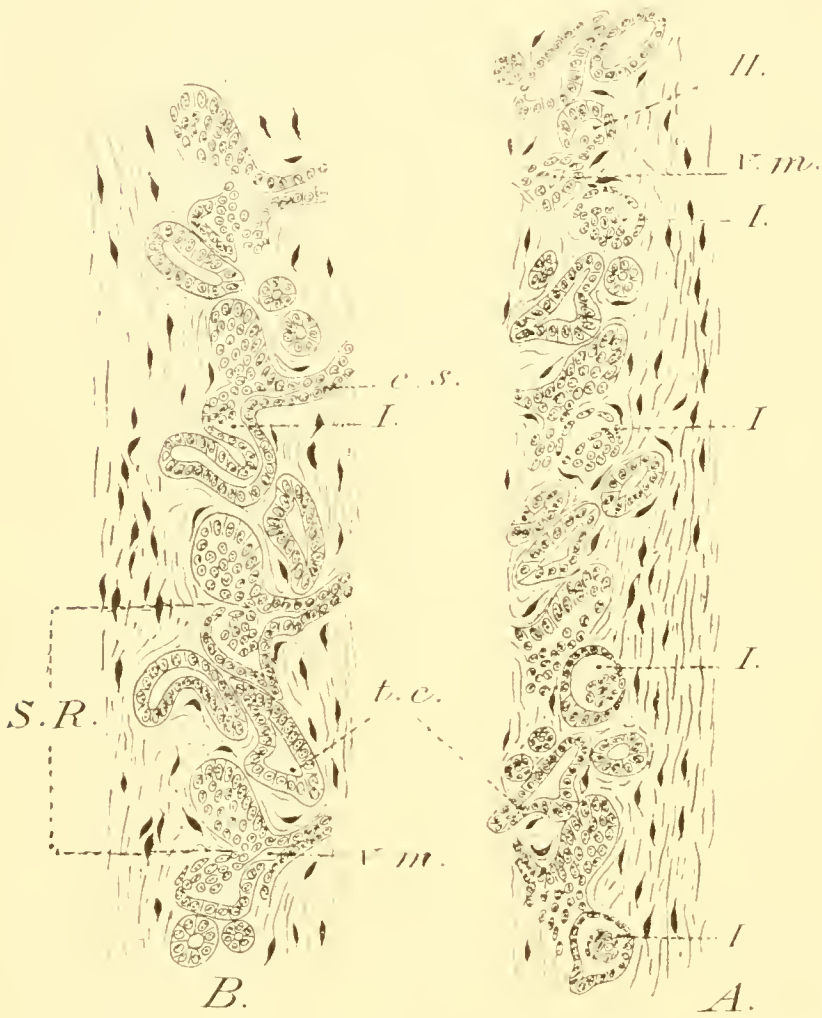


Fig. 48. *Scyllium canicula*, 3,cm.5. Coupe frontale par quatre segments rénaux supérieurs, d'un côté et de l'autre.

Scyllium canicula, 3.cm.5. Cet embryon a été débité en coupes frontales. Les orifices péritonéaux des deux uretères sont réunis, de sorte que ceux-ci débutent par un seul orifice dans la cavité générale. La figure 48 représente une coupe frontale un peu oblique de droite à gauche et passant par quatre segments rénaux d'un côté et de l'autre de cet embryon. La coupe du rein droit (A) est un peu plus voisine de la surface que celle du rein gauche (B). On constate les parties initiales et terminales des canalicules rénaux.

Dans la figure de gauche on voit les canalicules néphrostomiques en relation avec les corpuscules de Malpighi primaires (I) et avec les lobes secondaires supérieurs (II) : les lobes inférieurs ne sont pas visibles. On remarque en outre que les parties terminales des canalicules rénaux primaires (t. c.) présentent des bourgeons qui s'adossent chacun au lobe supérieur provenant du canal segmentaire immédiatement inférieur. On constate le même fait dans la figure de droite qui représente l'autre rein. De ce côté les lobes inférieurs sont en partie visibles. J'ai observé par l'examen des autres coupes de la série, que le lobe inférieur arrive par son fond au contact du renflement formé par la partie terminale du canalicule rénal primaire dérivé du même canal segmentaire que lui. Donc, de la même manière que chez *Acanthias* et chez *Mustelus*, après la formation des canalicules rénaux secondaires, les segments du rein deviennent intersegmentaires et acquièrent une métamérie secondaire par rapport aux canaux segmentaires.

J'ai constaté en outre que dans la région inférieure du corps, les parties terminales des canalicules rénaux primaires sont allongées à la face dorsale de l'uretère primaire. Ces parties se présentent sous forme de cordons cellulaires étroits, ayant 0.mm.02 d'épaisseur, où, le plus souvent, il n'est pas possible de distinguer une lumière. Plusieurs de ces cordons sont complètement séparés de la paroi de l'uretère primaire ; ils sont réunis respectivement entre eux pour former l'uretère définitif. Celui-ci, dans sa partie terminale, de même que les canalicules collecteurs des segments les plus inférieurs communiquent encore avec l'uretère primaire. Aux points de réunion, on observe que la paroi dorsale du cordon est en continuité avec la même paroi de l'uretère primaire. L'aspect des coupes permet d'interpréter que l'uretère définitif se sépare de la paroi dorsale de l'uretère primaire. La partie terminale de celui-ci est encore simple.

J'ai compté chez cet embryon 30 segments rénaux. Les uretères primaires ne présentent aucune trace de division dans la partie supérieure ; il s'agit donc sûrement d'un embryon mâle.

Scyllium canicula, embryon mâle, de longueur totale 6 cm. On observe une différence assez nette entre le rein supérieur et le rein inférieur; ce dernier est plus avancé en développement. Dans la partie supérieure du rein, on distingue dans chaque segment le canalicule rénal primaire et deux canalicules rénaux secondaires en formation. Dans la partie inférieure, les canalicules rénaux secondaires sont complètement formés et il y a en outre des canalicules rénaux tertiaires formés ou en formation. On observe facilement des entonnoirs et des canalicules néphrostomiques surtout dans la partie moyenne du tronc. Là, les canalicules néphrostomiques ont 0,mm.03 de diamètre et arrivent après un trajet oblique de haut en bas et de l'intérieur vers l'extérieur à des petits renflements ou vésicules ayant 0,mm.036—0,mm.042 de diamètre. Celles-ci sont situées à la face ventrale du rein et représentent les vestiges des vésicules moyennes segmentaires (fig. 49).

Fig. 49. *Scyllium canicula* ♂, 6 cm. Une coupe frontale par deux segments rénaux de la région moyenne du corps.

J'ai observé, entre ces renflements et les corpuscules de Malpighi primaires correspondants, des canalicules intermédiaires dont la paroi se continue directement avec celle du corpuscule. Ces canalicules ont, dans la région moyenne du tronc, 0,mm.05 de longueur et 0,mm.016 d'épaisseur. Quelquefois ces canalicules sont des cordons pleins et mal délimités.

On observe quelquefois de petits cordons entre le vestige de la vésicule moyenne et les corpuscules de Malpighi secondaires en formation. Ces cordons ou pédicules ont, par rapport à la vésicule moyenne, la même signification que les canalicules néphrostomiques par rapport à la cavité générale. On peut les considérer comme des canalicules néphrostomiques de deuxième ordre. La figure 50 provient d'un segment de la limite entre le rein supérieur et le rein inférieur de l'embryon dont nous nous occupons et montre justement des pédicules ou canalicules intermédiaires entre le vestige de vésicule segmentaire et les canalicules rénaux primaire et secondaires.

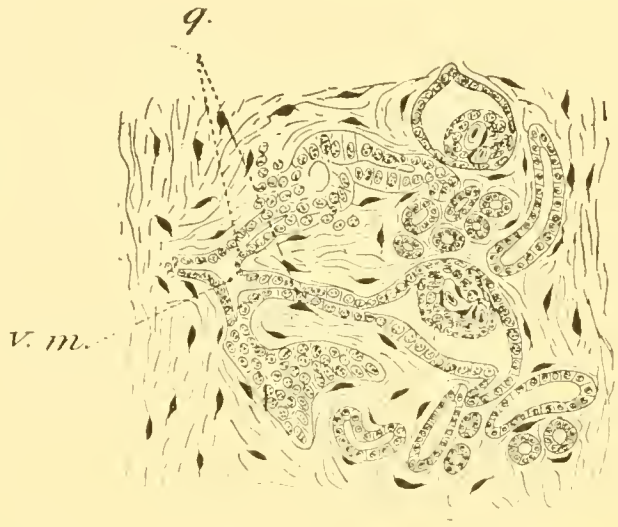


Fig. 50. *Scyllium canicula* ♂, 6 cm. Coupe frontale par un segment du rein.

Du côté interne des corpuscules de Malpighi secondaires, on constate des masses de tissu néphrogène. Ce fait tient à ce que chacun des lobes secondaires (dérivés de la partie proximale et interne de la vésicule moyenne du canal segmentaire) ne se transforment pas complètement en corpuscules de Malpighi et canalicules rénaux secondaires. Leurs bords forment du tissu mésenchymateux néphrogène qui se multiplie et devient très abondant à la face ventrale du rein et surtout du côté interne.

Dans les segments inférieurs du rein, qui sont plus avancés en développement, on trouve dans chacun un corpuscule de Malpighi primaire ayant 0,mm.11 de diamètre, deux corpuscules de Malpighi secondaires ayant 0,mm.053 de diamètre ; en outre, il existe des corpuscules de Malpighi tertiaires développés, ayant la même taille que les corpuscules de Malpighi secondaires et plusieurs autres en formation. Ceux-ci dérivent des cupules différenciées dans le tissu

néphrogène et qui évoluent de la même manière que celles formées par les lobes épithéliaux (fig. 51).

Correspondant au rein inférieur, on trouve des canalicules néphrostomiques et plusieurs canalicules intermédiaires à contour net. Les canalicules néphrostomiques arrivant au rein, se continuent dans la masse de celui-ci jusqu'à une petite vésicule ; entre celle-ci et le corpuscule de Malpighi primaire se trouve un canalicule intermédiaire ou un cordon cellulaire. Mais souvent ces derniers canalicules ne sont pas complets ; il n'y a que des rudiments ; leurs éléments sont dissociés et se confondent avec le tissu mésenchymateux environnant.

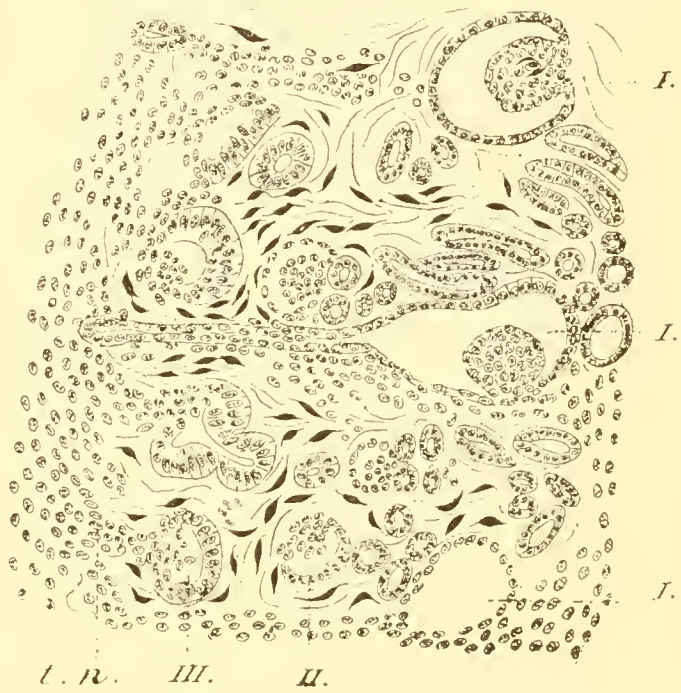


Fig. 51. *Scyllium canicula* ♂, 6 cm. Une coupe frontale par deux segments rénaux de la partie inférieure du tronc.

L'arrangement des différentes zones des canalicules rénaux est semblable à celui qu'on observe chez *Acanthias*. Les parties étroites des canalicules (zone initiale et terminale) se trouvent ramassées en pelotons à la face ventrale du rein ; les parties dilatées (zone moyenne) sont situées vers la face dorsale.

Correspondant au rein inférieur, on trouve déjà un uretère définitif séparé de l'uretère primaire. Il reçoit dans la partie supérieure de son trajet quatre canalicules collecteurs provenant des premiers segments du rein inférieur et vers la partie terminale les sept autres. L'uretère et le canal de Leydig présentent une partie terminale commune renflée vers la face ventrale ; aux dépens de cette partie s'individualise l'utérus masculin, qui est déjà séparé en partie du

canal de Leydig. La figure 52 représente une coupe longitudinale oblique passant tout près de la face ventrale des reins inférieurs. A droite nous sommes dans un plan plus voisin de la surface qu'à gauche. La coupe passe par l'utérus masculin, par la partie terminale renflée du canal de Leydig et par la partie supérieure de l'uretère : à gauche, on voit l'uretère et les orifices des canalicules collecteurs inférieurs.

Fig. 52. *Scyllium canicula* ♂, 6 cm. Une coupe longitudinale touchant la face ventrale du rein, à la partie inférieure du tronc.

Dans le rein supérieur, les canalicules collecteurs se terminent dans le canal de Leydig. Dans les premiers segments les corpuscules de Malpighi sont peu développés (0.mm.04) et les glomérules réduits.

Scyllium catulus, embryon mâle de longueur totale 6,cm.3. De même que chez l'embryon précédent, on constate très facilement que le rein est plus développé dans sa partie inférieure, tandis qu'il l'est de moins en moins vers la partie supérieure. Dans les segments inférieurs, les corpuscules de Malpighi secondaires sont complètement formés et on observe des corpuscules de Malpighi tertiaires formés ou en formation. Dans le rein supérieur ce sont les corpuscules de Malpighi secondaires qui sont en formation. On constate que ceux-ci, de même que la partie initiale des canalicules rénaux correspondants, proviennent des lobes secondaires que nous avons rencontrés dans les stades jeunes Mais, une partie seulement de ces lobes les forment, tandis que le reste (les bords des lobes) donne du tissu mésenchymateux néphrogène. Dans les premiers

segments supérieurs, les cupules qui sont l'origine des canalicules rénaux secondaires sont réunies entre elles par le tissu néphrogène dérivé de leurs bords (fig. 53).

On observe des entonnoirs et des canalicules néphrostomiques. Dans la région moyenne du tronc, les canalicules ont un trajet oblique, dans la partie inférieure, ils sont presque horizontaux et se dirigent directement vers l'extérieur. Ils pénètrent dans la masse du rein et aboutissent à une petite vésicule qui se continue souvent par un canalicule ou par un cordon cellulaire jusqu'au corpuscule de Malpighi primaire. Souvent, on n'observe qu'un pédicule cellulaire mal délimité ou rien. Ce pédicule qui se trouve entre le corpuscule de Malpighi primaire et la petite vésicule, la vésicule elle-même et le canalicule néphrostomique sur une étendue plus ou moins grande se dissocient; mais le processus de dissociation n'est pas régulier. La figure 54 provient de la région moyenne du rein gauche de cet embryon et montre des canalicules rénaux secondaires en formation. On constate évidemment qu'ils ont une ébauche double. Le cæcum qui prolonge la cupule, dont les bords sont entourés par le tissu néphrogène, arrive au contact d'un canalicule formé par évagination de la partie terminale du canalicule rénal primaire.

Fig. 53. *Scyllium catulus* ♂, 6 cm. Une coupe frontale par les premiers segments du rein supérieur.

Scyllium canicula, embryon femelle, 6 cm. Les oviductes sont séparés sur toute leur longueur et ont une lumière distincte jusqu'au cloaque, mais ils ne s'ouvrent pas dans celui-ci. On distingue en tout 25 segments du rein. Les canalicules collecteurs des segments inférieurs présentent une disposition semblable à celle qu'on rencontre chez l'adulte. Le rein présente un développement semblable à celui de l'embryon mâle, sauf que sa partie supérieure est représentée par un nombre plus réduit de segments. Il y a des canalicules

nephrostomiques. Des vestiges de vésicules segmentaires existent dans quelques segments de la partie moyenne du tronc, les canalicules intermédiaires sont presque tous dissociés. Les plis germinatifs sont également développés d'un côté et de l'autre, ils ont environ 0,mm.15 de hauteur et présentent des cellules progerminatives ayant 0,mm.015 de diamètre. Ces cellules sont arrangées en groupes qui occupent la face externe des plis, tandis que le reste de ceux-ci est formé par des cellules conjonctives et par des cellules mésenchymateuses non différenciées.

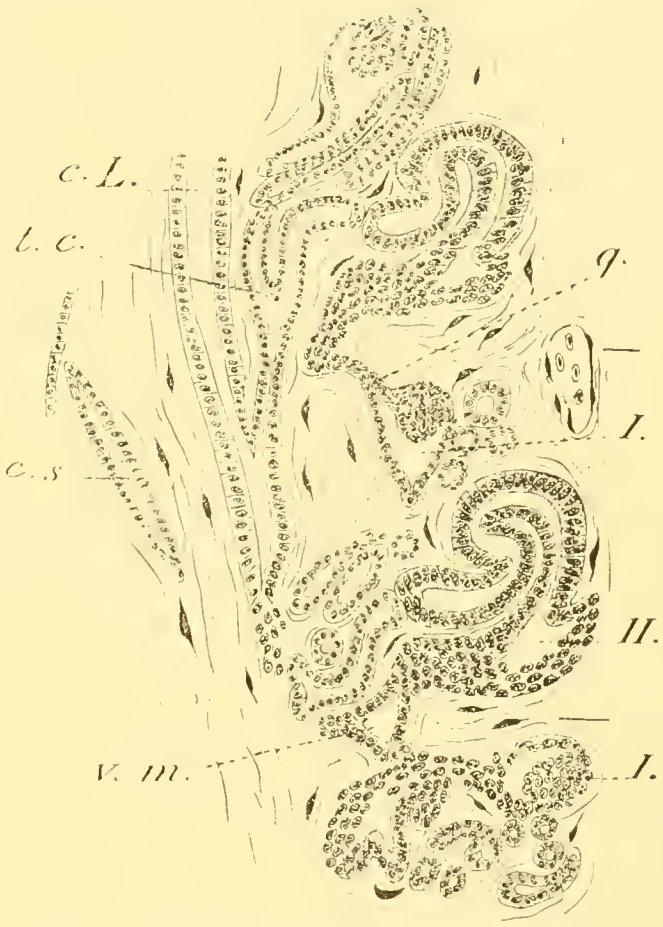


Fig. 54. *Scyllium catulus* ♂, 6, cm. 3. Une coupe frontale légèrement oblique provenant de la région moyenne du rein. (Formation des canalicules rénaux secondaires).

Scyllium canicula 7 cm, embryon mâle. En examinant des coupes provenant de l'extrémité supérieure et de l'extrémité inférieure du rein de cet embryon, je n'ai constaté aucune relation entre les canalicules néphrostomiques et les corpuscules de Malpighi primaires dans la partie inférieure du rein. Mais dans les coupes provenant de l'extrémité supérieure, j'ai observé nettement un canalicule néphrostomique, qui probablement représentait le vaisseau efférent, en continuité parfaite avec un corpuscule de Malpighi primaire. Il est certain, qu'à l'inverse de ce qui a eu lieu chez *Acanthias*, la communication entre le testicule et le canal de Leydig s'établit chez *Scyllium* par l'intermédiaire de canalicules rénaux primaires.

Donc, le mode de développement du rein chez *Scyllium* diffère de celui que nous avons étudié chez *Acanthias*, en ce que les corpuscules de Malpighi primaires conservent pendant quelque temps la communication avec la cavité générale au moyen des canalicules intermédiaires situés entre eux et les vestiges de vésicules segmentaires, et par l'intermédiaire des canalicules néphrostomiques : cett communication disparaît ensuite.

Raia batis 3 cm. Les tubes cœlomiques ne communiquent pas avec la cavité générale ; leur partie initiale est séparée de celle-ci ; ils méritent plutôt le nom de vésicules rénales. Par l'autre extrémité, ils sont en train de se réunir avec la paroi de l'uretère primaire. L'examen des coupes démontre que les ponts de réunion sont dus à la participation des tubes cœlomiques et de l'uretère primaire lui-même. Immédiatement au-dessous des points de contact avec les tubes cœlomiques, la paroi dorsale de l'uretère primaire est plus épaisse et on y trouve des cellules en division (fig. 55).

Fig. 55. *Raia batis*, 3 cm. Deux coupes passant par l'uretère primaire et par un tube cœlomique.

Raia clavata, embryon femelle, 3.cm.5. Par des coupes transversales, j'ai constaté que de chaque côté, l'uretère primaire débute par un seul orifice dans la cavité générale. Cet orifice a la forme d'un pavillon évasé, ayant 0,mm.10 de diamètre. Comme les segments primordiaux se sont séparés de la cavité générale à des stades antérieurs, les tubes cœlomiques segmentaires apparaissent comme des évaginations de la paroi cœlomique dorsale. Ces évaginations se trouvent du côté latéral des veines cardinales. De chaque côté, la première de ces évaginations se rencontre dans le segment qui fait immédiatement suite à l'orifice abdominal de l'uretère primaire. Elle est peu développée et n'arrive pas au contact de ce dernier. La

deuxième est déjà bien développée ; jusqu'à son niveau, l'uretère primaire est simple et a une largeur de 0.mm.065, mais entre celle-ci et la quatrième, il est divisé suivant sa longueur en un canal dorsal ou canal de Wolff et un canal ventral ou canal de Müller. La deuxième évagination ou tube cœlomique arrive au contact de la paroi initiale du canal de Wolff, sans qu'il y ait une continuité parfaite entre ces deux parties. Le troisième tube cœlomique arrive au contact de la paroi du canal de Wolff. Le quatrième arrive au contact de la paroi de l'uretère primaire justement au niveau où la division longitudinale de celui-ci cesse (fig. 56). Vers le haut, le canal de Müller a une largeur de 0,mm.074 et le canal de Wolff 0.mm.046 ; au niveau de leur réunion, l'uretère primaire a 0.mm.105 de largeur et plus bas : 0.mm.073. Donc, l'uretère primaire commence à se diviser à partir de son point de contact avec le premier tube cœlomique qui formera le premier canal segmentaire. A l'endroit où la division progresse, il

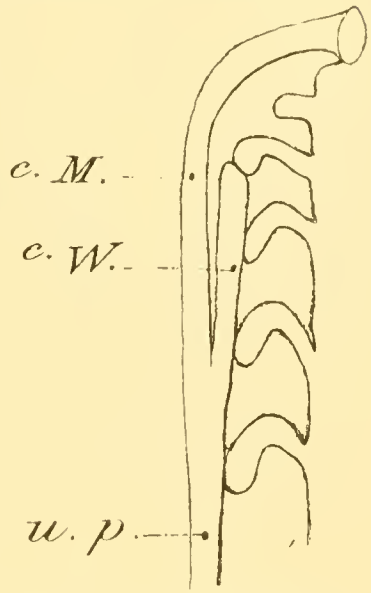


Fig. 56. Figure schématique montrant le commencement de division de l'uretère primaire.

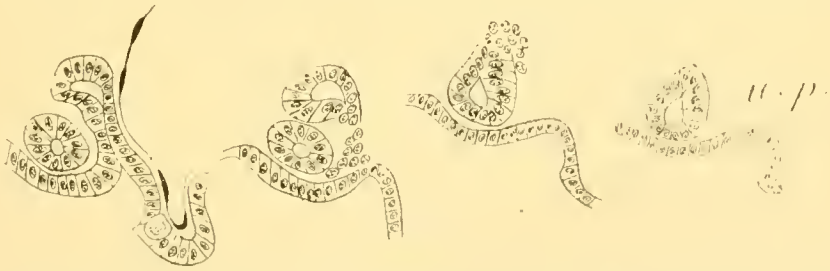


Fig. 57. *Raia clavata*, 3,cm.5. Quatre coupes en série passant par le XVIIe segment rénal du côté gauche.

est plus dilaté et dans le plan de division la paroi cellulaire est moins haute. On voit qu'il s'agit d'un étranglement du canal en deux suivant sa longueur. En descendant, on constate que les tubes cœlomiques sont d'abord en contact seulement avec la paroi de l'uretère primaire : puis, on observe que la membrane limitante

entre ces deux formations disparaît et on observe entre elles un pont cellulaire plein formé par une multiplication cellulaire de deux côtés. Dès que ce pont devient un peu développé, on voit que la paroi et la lumière de l'uretère primaire se continuent directement dans sa base (fig. 57 et 58).

Enfin, dans les segments les plus inférieurs, la continuité avec l'uretère primaire est déjà un fait accompli (fig. 59) : mais on constate ce fait ; dès que les canaux segmentaires ont achevé leur formation, leur partie initiale en communication avec la cavité générale (canalicule néphrotomique) est en voie de disparition. Dans les segments inférieurs, ces parties se présentent maintenant comme de minces cordons cellulaires pleins, qui n'ont aucun rapport avec la cavité générale. Le reste du canal segmentaire commence par une dilatation en ampoule et

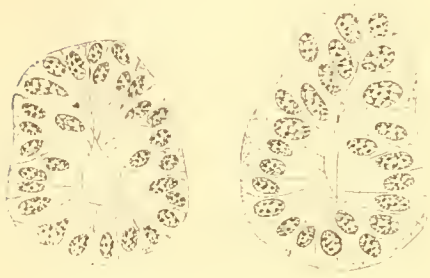


Fig. 58. *Raia clavata*, 3,cm.5. Deux coupes intéressant l'uretère primaire à l'endroit de réunion avec un tube cœlomique.

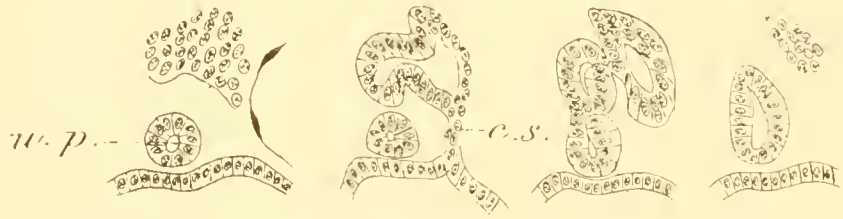


Fig. 59. *Raia clavata*, 3,cm.5. Coupes transversales en série par un segment rénal inférieur.

formera le canalicule rénal primaire. Les ampoules forment du tissu mésenchymateux néphrogène qui dérive de leurs bords.

Raia clavata, embryon femelle, 4 cm. Cet embryon a été débité en coupes transversales. Les orifices abdominaux des uretères primaires ne sont pas encore réunis, mais les deux entonnoirs sont plus développés que dans le stade précédent et se dirigent l'un vers l'autre, à la face supérieure du foie. La division longitudinale de l'uretère primaire commence à partir du niveau du premier canal

segmentaire. Celui-ci est en continuité avec la partie initiale du canal de Wolff. Vers le bas, la séparation est complète jusqu'au niveau du seizième segment. La partie ventrale ou canal de Müller est deux fois plus large que la partie dorsale ou canal de Wolff.

Les premiers canaux segmentaires ne présentent aucun renflement dans leur trajet. Ils commencent par une ouverture nette dans la cavité générale, se dirigent d'abord vers la face dorsale et descendent ensuite vers la face ventrale en se dirigeant vers le canal de Wolff, avec la paroi duquel ils sont en continuité. En descendant vers la partie inférieure du corps, on observe que la partie initiale du canal segmentaire (canalicule néphrostomique) est de plus en plus réduite et arrive à se présenter comme un cordon plein. Il y avait en tout 44 canaux segmentaires. Dans la partie inférieure, les canaux segmentaires n'ont maintenant aucun rapport avec la cavité générale. Ils commencent par une dilatation ampouliforme, dont les bords forment un tissu mésenchymateux néphrogène. Ce tissu se trouve interposé entre les différentes ampoules et l'ensemble représente un cordon néphrogène longitudinal situé de chaque côté dans la partie inférieure du corps, vers la ligne médiane, parallèlement à l'uretère primaire.

Donc, de même que chez les autres types étudiés, le développement du rein est plus prononcé dans la partie inférieure du tronc. Dans cette région, les canalicules ne communiquent plus avec la cavité générale, ils sont en outre plus développés en longueur ; leurs parties terminales sont allongées. Dans les premiers canalicules qui s'allongent ainsi, leurs parties terminales communiquent après un très court trajet avec l'uretère primaire. A ce niveau, les coupes nous donnent l'aspect d'une division en deux de l'uretère primaire. Avant le niveau de communication, l'épithélium de la paroi dorsale de l'uretère primaire est de très faible hauteur. Tandis que l'épithélium de la face ventrale du canal mesure 0,mm.026—0,mm.03 de hauteur, celui de la face dorsale ne mesure que 0,mm.01. Dans les derniers segments, les parties terminales des canalicules sont plus allongées

et se sont séparées sur une plus grande étendue de la paroi de l'uretère primaire ; ces parties se présentent sous la forme de cordons cellulaires ayant 0.mm.026 de diamètre. Aux points de réunion avec l'uretère primaire, ces cordons sont plus larges et leur partie terminale semble se séparer de la paroi dorsale de celui-ci. Donc, les ouvertures des canalicules rénaux primaires inférieurs émigrent vers la partie inférieure du corps, leurs parties terminales se séparent de la paroi dorsale de l'uretère primaire et s'accroissent d'autre part par une multiplication de leurs éléments propres ; on observe en effet, dans ces cordons allongés, un grand nombre de cellules en division.

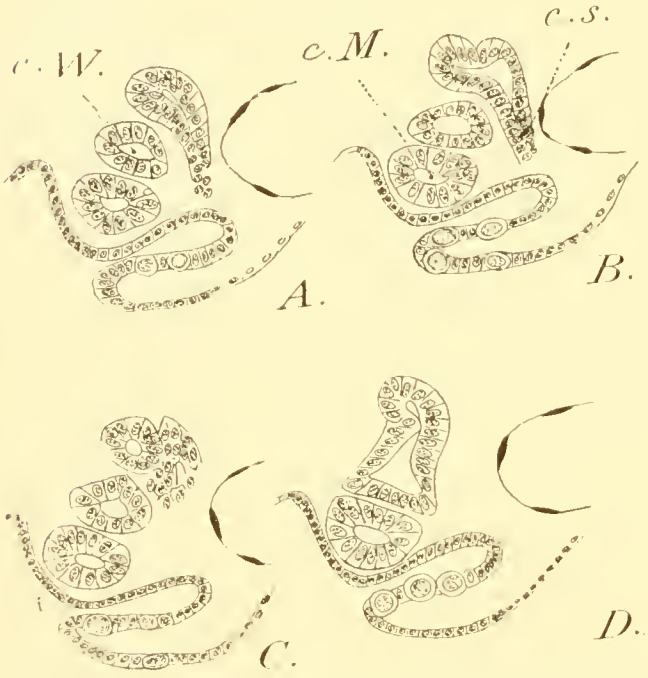


Fig. 60. *Raia clavata* ♀, 4 cm. Coupes transversales en série par le xve segment rénal du côté gauche.

Des glomérules n'existent pas encore, sauf dans quelques segments où ils sont à peine indiqués sous forme de petites proéminences dans la cavité des ampoules.

Les plis génitaux ont 0.mm.10 de hauteur et 0.mm.035 d'épaisseur. Les cellules progerminatives occupent leur face externe.

J'ai figuré de cet embryon quelques coupes par le quinzième segment rénal (fig. 60). A ce niveau, l'uretère primaire est déjà divisé en canal de Müller et canal de Wolff. On constate la continuité parfaite entre la paroi dorsale du canal de Wolff et celle du canal segmentaire ; d'autre part l'atrophie de la partie initiale de celui-ci (c. s.). La figure 61 provient du dix-septième segment du même embryon. Là, l'uretère primaire n'est pas encore scindé en deux et le

canalicule rénal correspondant est en continuité avec sa paroi dorsale.

Un autre embryon de *Raia clavata*, ayant 4 cm. de longueur, a été débité en coupes frontales. De même que chez l'embryon précédent, le processus du développement est plus avancé à la partie inférieure du corps. Dans la partie supérieure, les canaux segmentaires communiquent avec la cavité générale (fig. 62); dans la partie inférieure, cette communication n'existe plus et le cordon de tissu néphrogène est déjà indiqué (fig. 63). On observe le cordon de tissu néphrogène, de chaque côté de la ligne médiane, correspondant aux vingt segments rénaux inférieurs. Le cordon est situé dorsalement

Fig. 61. *Raia clavata* ♀, 4 cm. Une coupe transversale par le XVIIe segment rénal.

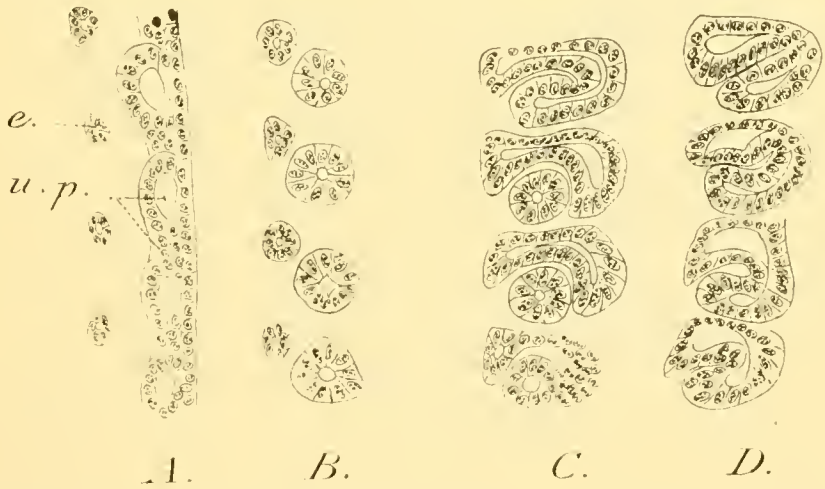


Fig. 62. *Raia clavata*, 4 cm. Coupes frontales en série par quatre canaux segmentaires de la partie supérieure du tronc.

par rapport à l'uretère primaire ; il est plus rapproché de la ligne médiane que celui-ci.

Raia clavata, embryon femelle, 6,cm.7. De chaque côté, le canal de Müller et le canal de Wolff sont complètement individualisés l'un de l'autre. Le dernier est légèrement dilaté à sa partie inférieure et les canalicules collecteurs inférieurs allongés s'ouvrent dans cette partie dilatée. On ne trouve aucun entonnoir segmentaire. Le cordon

de tissu néphrogène est continu maintenant dans la partie supérieure du tronc ; dans la partie inférieure on observe des îlots arciformes séparés. Dans la partie supérieure, on observe dans chaque segment, un canalicule circonvolutionné partant du cordon néphrogène et s'ouvrant dans le canal de Wolff, mais dépourvu de corpuscule de Malpighi. A la base de chacun de ces canaux on observe un léger renflement auquel s'adossent des cæcums provenant des cupules qui se différencient dans le tissu néphrogène. Dans la partie inférieure, le rein est déjà bien développé ; il y a des corpuscules de Malpighi et des canalicules rénaux différenciés, mais il est impossible de distinguer les différents segments autrement que par le nombre de canalicules collecteurs.

Fig. 63. *Raia clavata*, 4 cm. Deux coupes frontales en série par la partie inférieure du rein, montrant le cordon de tissu néphrogène.

Chez des embryons plus développés : *Raia clavata* ♂ ayant 8 cm. de longueur totale ; *Raia clavata* ♀ 8,cm.5. *Raia asterias* ♀ 8,cm.8, *Raia clavata* ♂ 11 cm. j'ai observé que le rein est bien développé à la partie inférieure du corps. Le tissu néphrogène est fragmenté en cordons arciformes qui se trouvent plus éloignés de la ligne médiane que dans les stades précédents. Le tissu néphrogène, les canalicules rénaux en formation et les zones étroites des canalicules rénaux différenciés se trouvent situés dans la moitié externe et ventrale du rein, tandis que la moitié interne et dorsale de celui-ci est plutôt formée par la zone dilatée des canalicules rénaux. Le tissu néphrogène et les canalicules rénaux en formation sont plus chromophyles que le reste du rein. Les corpuscules de Malpighi sont

rangés à peu près en séries linéaires transversales. Dans la partie supérieure, les canalicules se forment de la même manière que dans le rein proprement dit, mais ils ne se différencient pas comme dans celui-ci; ils sont moins nombreux, plus courts, et ne présentent pas des corpuscules de Malpighi. Les nouveaux canalicules dérivent des vésicules ou cupules qui se différencient aux dépens du tissu néphrogène, s'allongent par leur fond et se mettent en contact avec de petites évaginations partant de la base des canalicules précédemment formés. La figure 64 nous représente un fragment d'une coupe longitudinale, voisine de la surface, par le rein inférieur gauche de l'embryon de *Raia clavata* ♀ mesurant 8 cm. On constate les cordons arciformes de tissu néphrogène et des canalicules rénaux en formation.

Fig. 64. *Raia clavata* 8 cm. Une coupe frontale par le rein inférieur.

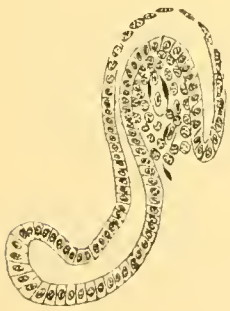


Fig. 65. *Raia clavata*. Un corpuscule de Malpighi en formation.

Dans la formation des glomérules, il arrive très souvent qu'une partie de la paroi de la cupule épithéliale est invaginée vers l'intérieur de celle-ci; dans ce cas, c'est une partie du feuillet externe de la capsule de Bowman qui provient directement du tissu néphrogène mésenchymateux (fig. 65).

Je fais la remarque que chez ces embryons de *Raia*, le rein supérieur ou rudimentaire est également développé chez le mâle et chez la femelle. Tandis que chez le mâle ces canalicules persisteront et se développeront de plus en plus, chez la femelle la plus grande partie d'entre eux s'atrophieront.

Donc le développement du rein présente ceci de particulier chez *Raia* : les entonnoirs segmentaires et les canalicules néphrostomiques disparaissent de très bonne heure. Le processus général est plus condensé que chez les autres types étudiés et ressemble à celui des Vertébrés supérieurs. Les tubes cœlomiques forment des ampoules dont les bords séparent du tissu néphrogène qui les réunit, à un certain moment, en un cordon néphrogène longitudinal. Le contraste entre le rein supérieur et le rein inférieur est plus frappant que chez les autres types.

Chez des exemplaires d'*Acanthias vulgaris*, mâles et femelles jeunes, mesurant 0,m.27 de longueur, le rein présente partout la même structure. Le rein supérieur présente des corpuscules de Malpighi et ses canalicules ont la même structure que les canalicules du rein inférieur et cela aussi bien chez le mâle que chez la femelle.

Chez *Acanthias vulgaris* femelle adulte, le rein a partout la même structure, étant formé de canalicules urinaires nettement différenciés. Les corpuscules de Malpighi ont environ 0.mm.16 de diamètre. La zone moyenne du canalicule rénal a environ 0.mm.12 de largeur et son épithélium a 0.mm.027 de hauteur.

Chez *Acanthias vulgaris* mâle adulte, le rein inférieur ou rein proprement dit a la même structure que le rein entier de la femelle. Le rein supérieur est transformé en glande de Leydig. Je ne trouve plus de corpuscules de Malpighi. Les canalicules sont plus larges que les canalicules rénaux ; ils ont environ 0.mm.19 de diamètre et leur épithélium a environ 0.mm.06 de hauteur sur la plus grande partie de leur trajet. L'épithélium sécréteur est composé de cellules étroites et allongées, les unes à noyau rond et situé à la base, les

autres à noyau allongé situé du côté de la lumière du canalicule. Dans leur partie terminale, les canalicules sont plus étroits et tapissés par un épithélium composé de cellules cylindriques courtes. J'ai examiné des coupes en série provenant d'un segment de l'épididyme proprement dit, d'un segment provenant de la région moyenne de la glande de Leydig et du dernier segment de celle-ci. Partout la structure est la même et elle diffère essentiellement de celle du rein.

Chez des exemplaires jeunes de *Squatina angelus*, mâles et femelles ayant 0,m.27 à 0.m.28 de longueur, le rein présente la même structure d'un bout à l'autre. Il occupe à peu près toute la longueur du fond de la cavité du corps. Les canalicules néphrostomiques ayant environ 0.mm.10 de diamètre sont tapissés à l'intérieur par un épithélium cylindrique ayant 0.mm.021 de hauteur et 0.mm.006 de largeur. La surface de l'épithélium possède des cils fins qui ont jusqu'à 0.mm.053 de longueur. Les canalicules aboutissent à des vésicules dont le contour est tout à fait irrégulier et qui sont tapissées par un épithélium cilié semblable à celui des canalicules néphrostomiques. L'épithélium des vésicules diminue par places de hauteur, devient interrompu et se continue directement avec le tissu mésenchymateux embryonnaire qui entoure la vésicule. On observe en outre du tissu mésenchymateux embryonnaire entre les canalicules rénaux, surtout à la face ventrale du rein et, par places, dans la partie dorsale. Les vésicules segmentaires sont situées à la face ventrale du rein entre les segments de celui-ci. Elles ne communiquent pas avec les canalicules rénaux. En plusieurs endroits, on constate des canalicules rénaux se formant aux dépens des éléments du tissu mésenchymateux embryonnaire.

Les premiers canalicules néphrostomiques sont rudimentaires chez la femelle ; chez le mâle, ils sont transformés en vaisseaux efférents. On les suit jusque dans le testicule où ils se jettent dans un canal longitudinal situé dans la base de celui-ci ; ce canal envoie plusieurs canalicules qui se ramifient dans la masse du testicule. Dans la base du rein, les vaisseaux efférents arrivent à un canal lon-

gitudinal (*canal longitudinal de l'épididyme*) qui provient de la réunion d'un nombre correspondant des vestiges de vésicules moyennes segmentaires. Du canal longitudinal de l'épididyme, partent des canalicules courts qui arrivent à des corpuscules de Malpighi. Il n'y a, par segment, qu'un seul corpuscule de Malpighi en relation avec le vaisseau efférent. Ce corpuscule de Malpighi n'est pas le corpuscule de Malpighi primaire, parce qu'il est plus rapproché de la ligne médiane que plusieurs autres corpuscules de Malpighi qui coexistent dans le segment. J'ai appelé ces courts canalicules qui se trouvent entre le canal longitudinal de l'épididyme et les corpuscules de Malpighi *canalicules intermédiaires* : ils proviennent des pédicules de réunion qui existaient pendant le développement embryonnaire entre les vésicules moyennes et les ébauches de ces canalicules rénaux en formation.

Dans les premiers segments supérieurs, on rencontre de quatre à six corpuscules de Malpighi par segment. Dans les autres segments, il y en a de douze à vingt. Ils sont disposés en séries arciformes à concavité interne ou en cercles fermés, vers la face ventrale du chaque segment du rein. Les corpuscules qui sont les plus éloignés de la ligne médiane ont, en même temps, une situation plus dorsale que ceux qui sont plus rapprochés de celle-ci. Entre les corpuscules de Malpighi déjà formés et qui ont de 0,mm.12, à 0.mm.15 de diamètre, on en observe d'autres en formation. L'épithélium de la capsule de Bowman est très aplati à la surface du glomérule et autour de la base de celui-ci, il présente sur les coupes le même aspect que les cellules conjonctives. Vers l'origine du canalicule urinaire, l'épithélium devient de plus en plus haut et acquiert des cils vibratils. Les zones étroites du canalicule rénal ont de 0.mm.02 à 0.mm.03 de diamètre; leur épithélium, de faible hauteur, est cilié dans la première zone ; il ne l'est pas dans la deuxième, la quatrième et la cinquième. Correspondant à la troisième zone, les canalicules sont dilatés : ils ont environ 0,mm.08 de diamètre et l'épithélium est formé de cellules prismatiques ayant 0,mm.026 de hauteur ; dans ces cellules, le

noyau a un contour ovalaire et une situation centrale. La bordure en brosse n'est pas encore nette ; on observe souvent, à la surface des cellules, des filaments très courts, très fins, enchevêtrés entre eux,

Fig. 66. *Squatina angelus* ♀, 28 cm. Une coupe longitudinale oblique par le rein.

réprésentant peut-être un produit de sécrétion. Les régions étroites des canalicules rénaux occupent surtout la face ventrale du rein et sont séparées par du tissu conjonctif. Le troisième zone occupe surtout la face dorsale, et le tissu conjonctif est très peu abondant dans cette partie du rein.

La figure 66 nous représente une coupe frontale (oblique de haut en bas et de la face ventrale vers la face dorsale) affectant un peu plus que deux segments rénaux de la région moyenne du corps d'un exemplaire femelle. En haut, dans le premier segment de la coupe, on voit la surface du rein. Le canal collecteur du segment pénètre dans un peloton de canalicules étroits. Autour, on voit des pelotons

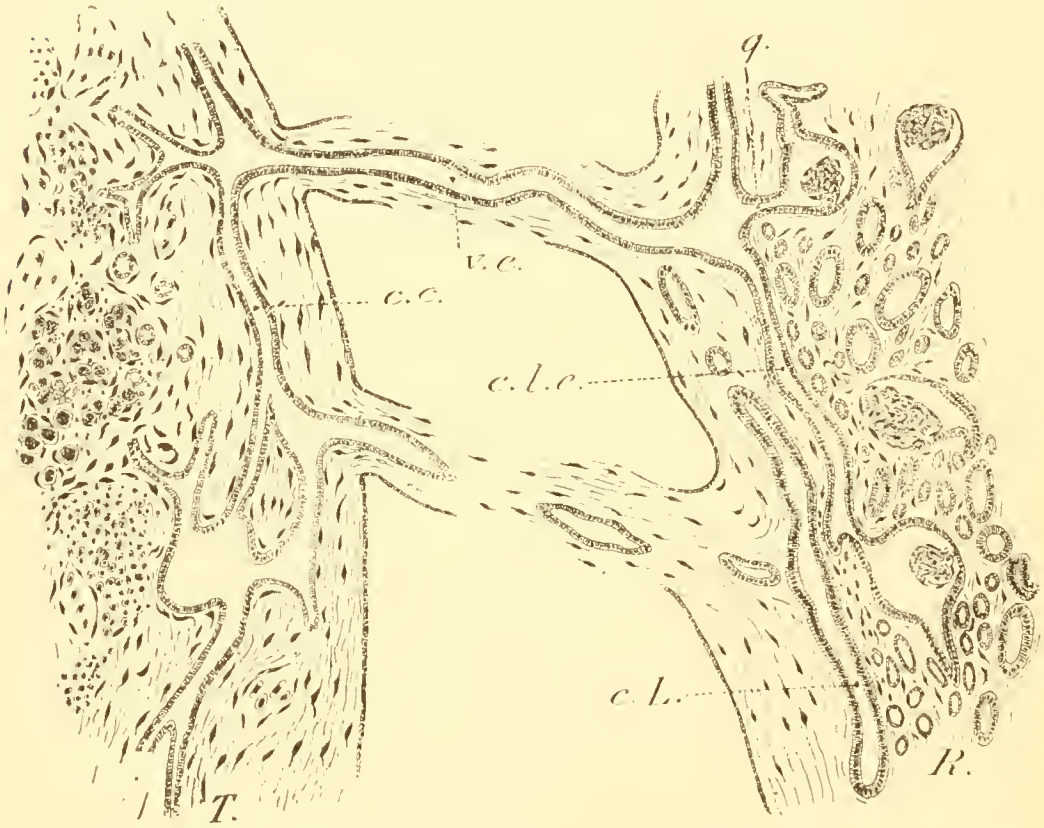


Fig. 67. *Squatina angelus* ♂, 27 cm. Une coupe frontale par le testicule et par la partie supérieure du rein.

plus petits et des corpuscules de Malpighi en formation aux dépens du tissu néphrogène qui entoure le vestige de vésicule moyenne segmentaire auquel aboutit le canalicule néphrostomique.

Vers le bas, dans le segment suivant, on remarque l'arrangement des corpuscules de Malpighi et des petits pelotons formés par la deuxième et surtout par la quatrième zone des canalicules rénaux correspondants. Tout à fait en bas, nous sommes dans la moitié dorsale du rein formée par la zone dilatée des canalicules. Du côté

interne, à la limite des deux segments, on observe un corps surrénal.

Dans la figure 67, j'ai représenté le trajet de deux vaisseaux efférents chez l'exemplaire mâle; la figure provient de la réunion de plusieurs coupes frontales pratiquées en même temps par le testicule et par l'extrémité supérieure du rein.

Squatina angelus, 0,m.67, femelle non adulte. On observe encore des corpuscules de Malpighi et des canalicules rénaux en formation aux dépens du tissu mésenchymateux néphrogène qui entoure les vestiges des vésicules moyennes segmentaires auxquelles aboutissent les canalicules néphrostomiques. On observe en outre du tissu mésenchymateux embryonnaire, disposé irrégulièrement en plusieurs points vers la face ventrale et vers la face dorsale du rein.

Dans les segments rénaux de la région moyenne du tronc, on observe de 20 à 30 corpuscules de Malpighi par segment. Les corpuscules de Malpighi ont de 0,mm.15 à 0,mm.25 de diamètre. La partie de la capsule de Bowman formée par un épithélium cilié paraît plus réduite que dans le stade précédent. Dans la première zone du canalicule rénal, l'épithélium est cilié; cette zone, de même que les autres zones étroites du canalicule ont 0,mm.03 à 0,mm.05 de diamètre, et leur épithélium a 0,mm.005 à 0,mm.008 de hauteur. Dans la troisième zone, le canalicule rénal a environ 0,mm.13 de diamètre et son épithélium atteint 0,mm.026 de hauteur. Dans la troisième zone du canalicule rénal, les cellules présentent la bordure en brosse sous forme de poils fins distincts ayant 0,mm.004 de hauteur. Le tissu mésenchymateux néphrogène présente par places, l'aspect d'un tissu lymphoïde composé de cellules à contour polygonal et à noyau grand et arrondi.

La figure 68 représente une coupe frontale, voisine de la surface du rein, montrant une des vésicules segmentaires entourée de tissu mésenchymateux néphrogène. Vers la limite du rein, on constate des canalicules rénaux se formant aux dépens de ce tissu mésenchymateux.

La figure 69 nous représente une coupe sagittale par une vésicule segmentaire. On remarque sa situation entre deux segments du rein et à la surface d'une veine efférente du système porte-rénal. Je dois remarquer, en outre, que les segments du rein ne sont distincts qu'à

Fig. 68. *Squatina angelus* ♀, 0,m.67. Coupe frontale par une vésicule segmentaire.

la face ventrale du rein et justement par suite de la présence de ces vésicules segmentaires. Vers la face dorsale, ils sont confondus, parce que les canalicules voisins des deux segments s'entremêlent sur une partie de leur trajet.

Squatina angelus, mâle; 1,m.15. Cet animal se trouvait sur le point de devenir adulte. Le rein supérieur était en train de se transformer en glande de Leydig. On trouve encore des corpuscules de Malpighi, mais les canalicules sont déjà modifiés, surtout dans les premiers segments supérieurs. Dans le rein inférieur, les corpuscules de Malpighi sont en nombre plus grand que 60 par segment; ils ont de 0,mm.13 à 0,mm.21 de diamètre. L'épithélium de la capsule de

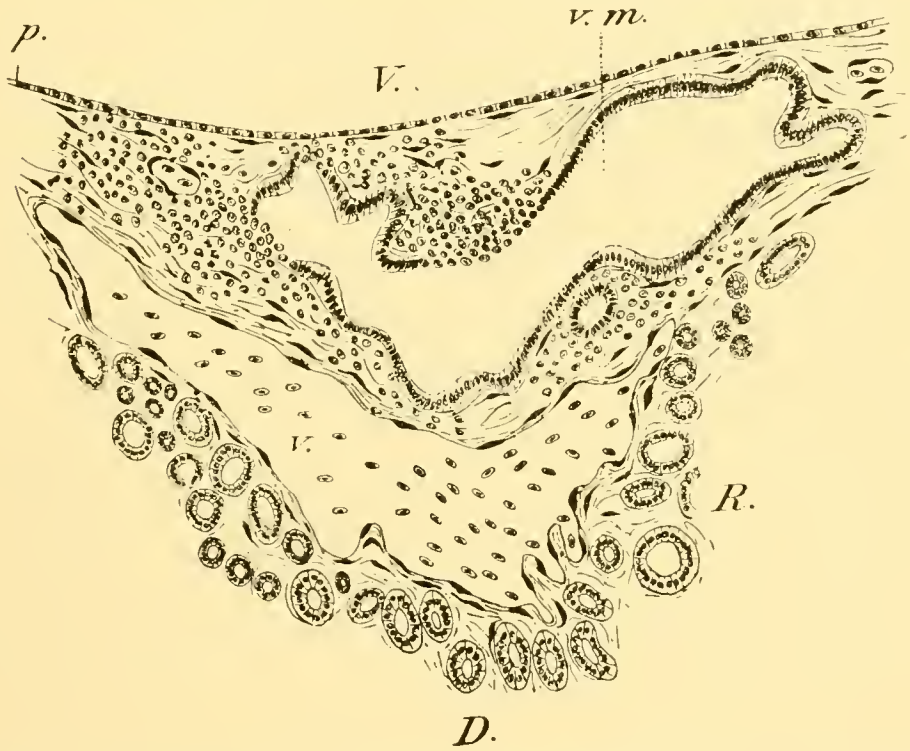


Fig. 69. *Squatina angelus* ♀, 0,m.67. Coupe sagittale par une vésicule segmentaire.

Bowman n'est cilié que vers la partie initiale du canalicule rénal. Les zones étroites du canalicule rénal ont environ 0.mm.045 de diamètre et leur épithélium 0,mm.01 de hauteur. Dans la troisième zone, le canalicule rénal a environ 0,mm.15 de diamètre, dans quelques points on observe des dilatations plus prononcées : cette zone est formée par les cellules sécrétrices rénales caractéristiques entre lesquelles sont rarement intercalées des cellules très étroites. Dans les segments inférieurs du rein supérieur, la structure est encore très voisine de celle du rein inférieur. Les corpuscules de

Malpighi ont environ 0,mm.16 de diamètre : les zones étroites des canalicules ont environ 0.mm.053 de diamètre et leur épithélium une hauteur de 0.mm.016 : la zone moyenne des canalicules a 0.mm.15 à 0,mm.18 de largeur et son épithélium a 0.mm.026 de hauteur. Les canalicules sont donc légèrement plus dilatés que dans le rein proprement dit et en plus on observe que dans leur épithélium les noyaux ne se trouvent pas tous à la même hauteur. Ces faits s'accentuent au fur et à mesure que nous remontons vers le haut de l'organe. On observe vers la surface de l'épithélium des canalicules, des cellules en division et on constate deux catégories de cellules : les unes à noyau allongé voisin de la surface, les autres à noyau arrondi et basal. Les zones étroites des canalicules se dilatent aussi, mais elles sont plus étroites que la zone moyenne, leur épithélium se compose aussi de deux catégories de cellules et le contraste entre les zones des canalicules est moins frappant que dans le rein.

Squatina angelus, mâle adulte : 1,m.30. Le rein supérieur est complètement transformé en glande de Leydig. J'ai débité en coupes en série, plusieurs morceaux appartenant à l'épididyme, un segment presque entier situé à la limite de l'épididyme et du reste de la glande de Leydig ayant à ce niveau 14 mm. de largeur et 3 mm. d'épaisseur ; enfin j'ai coupé aussi plusieurs morceaux du segment inférieur de la glande de Leydig ayant à ce niveau 2 cm. de largeur et 1 cm. d'épaisseur. Dans toutes les coupes examinées, je n'ai pas observé des corpuscules de Malpighi. Les canalicules diffèrent essentiellement des canalicules du rein : leur trajet est plus uniforme, la lumière et le contour plus dilatés et la structure est différente. Dans l'épididyme, les canalicules ont environ 0,mm.27 de diamètre et leur épithélium a 0.mm.06—0.mm.075 de hauteur. Dans la partie inférieure de la glande de Leydig, les canalicules sont un peu plus étroits, ils ont environ 0,mm.23 de diamètre.

Squatina angelus, femelle adulte. Le rein supérieur présente la même structure que le rein inférieur et que le correspondant de celui-ci chez le mâle.

Je reviendrai dans le prochain chapitre sur la structure du rein et de la glande de Leydig des animaux adultes.

Chez des embryons grands de *Mustelus vulgaris* et de *Galeus canis*, mâles et femelles, mesurant respectivement 0,m.27 à 0,m.28 et 0,30 à 0,m.32, le rein supérieur présente la même structure que le rein inférieur sur toute sa longueur, aussi bien chez le mâle que chez la femelle. Il n'y a pas de canalicules néphrostomiques, sauf ceux transformés en vaisseaux efférents chez le mâle qui arrivent au canal longitudinal de l'épididyme d'où partent de courts canalicules se rendant aux corpuscules de Malpighi. Dans les mêmes segments, il y a des corpuscules de Malpighi qui ne sont nullement en relation avec les vaisseaux efférents. Chez *Galeus* il y a de 5 à 7 corpuscules de Malpighi dans chacun des segments supérieurs. La région moyenne du canalicule rénal a 0,mm,05 à 0,mm.08 de diamètre et l'épithélium une hauteur de 0.mm.016 à 0.mm.02; on ne distingue pas encore la bordure en brosse. A la face ventrale du rein on observe du tissu mésenchymateux néphrogène en abondance.

Mustelus vulgaris, mâle non adulte. 0,m.40. Le rein supérieur présente encore la même structure que le rein inférieur. Dans la troisième zone du canalicule rénal, la bordure en brosse paraît évidente.

Galeus canis, mâle adulte. La glande de Leydig, provenant du rein supérieur transformé, présente la même structure que chez *Acanthias vulgaris* adulte.

Acanthias vulgaris, mâle sur le point de devenir adulte, ayant 0,m.57 de longueur totale. Le testicule avait 0,cm.7 d'épaisseur; chez l'animal adulte il a de 1,cm.2 à 1.cm.3 d'épaisseur. Dans le rein supérieur les corpuscules de Malpighi sont plus petits que dans le rein inférieur et les glomérules peu développés proéminent moins dans la cavité des corpuscules. Tandis que dans le rein inférieur les corpuscules de Malpighi mesurent de 0,mm.16 à 0,mm.20 et leurs glomérules ont de 0,mm.12 à 0,mm.18 de diamètre, dans le rein supérieur, les corpuscules de Malpighi ont environ 0,mm.08 de diamètre et leurs glomérules 0.mm.05.

Le canalicule faisant suite à un corpuscule de Malpighi était étroit sur un très court trajet (environ 1 millimètre) et tapissé par un épithélium cubique ; ensuite il est uniformément large et présente la structure caractéristique de la glande de Leydig. Mais l'épithélium est moins haut que chez l'animal adulte, il a environ 0.mm.06 de hauteur, tandis que chez l'adulte il mesure de 0,mm.08 à 0,mm.09. Il semble que la transformation du canalicule rénal commence dans la troisième zone et se continue successivement d'une part dans la quatrième zone et d'autre part dans la deuxième et dans la première zone vers le corpuscule de Malpighi. Par suite de la dilatation du canalicule, le glomérule est dévaginé et ses éléments se confondent avec le tissu conjonctif environnant.

Scyllium canicula, mâle non adulte mesurant 0,m.45 de longueur. Les canalicules de la glande de Leydig présentent une structure intermédiaire entre les mêmes canalicules de l'animal adulte et entre les canalicules rénaux ; ils se rapprochent pourtant davantage de ceux-ci. Les canalicules ont à peu près partout la même largeur, sauf dans la région terminale, mais cette largeur ne dépasse pas maintenant celle de la troisième zone du canalicule rénal : l'épithélium a la même hauteur que l'épithélium rénal, mais les noyaux sont plus grands, ovalaires, et occupent toute la moitié inférieure des cellules ; quelques-uns sont superficiels. Les canalicules, dans leur partie la plus dilatée ont environ 0,mm.08 de largeur et l'épithélium a 0,mm.016 de hauteur.

Scyllium canicula, mâle, voisin de l'état adulte, ayant 0,m.50 de longueur totale. Le rein supérieur est en transformation. Je n'ai pas trouvé de corpuscules de Malpighi. Les canalicules ont une largeur de 0,mm.09 à 0,mm.16 et leur épithélium mesure de 0,mm.025 à 0,mm.035 de hauteur. Cet épithélium est composé de cellules cylindriques, plus étroites que les cellules rénales mais moins étroites et moins allongées que les cellules de l'épithélium des canalicules de la même région d'un animal adulte. Une partie des cellules ont leur noyau ovalaire ou allongé et voisin de la lumière du canalicule ;

ces cellules sont souvent en division ; les autres cellules ont le noyau rond et situé à côté de la basale. Le canal de Leydig présente à sa partie supérieure une largeur de 0,mm.20 à 0,mm,30.

Scyllium canicula, mâle adulte. En examinant des coupes en série provenant de trois segments de la glande de Leydig (un provenant de la partie supérieure de celle-ci : épididyme, un autre de la région moyenne et un autre de la partie inférieure à la limite du rein) je n'ai pas constaté de corpuscules de Malpighi. Tous les canalicules sont dilatés et diffèrent essentiellement de ceux du rein (fig. 70). Dans la partie supérieure de la glande, ils ont environ 0,mm.26 de diamètre et leur épithélium atteint 0,mm.10 de hauteur. Le canal de Leydig ou spermiducte possède dans la partie supérieure de la glande de Leydig une largeur de 0,mm.75 et son épithélium a de 0,mm.02 à 0,mm.03 de hauteur.

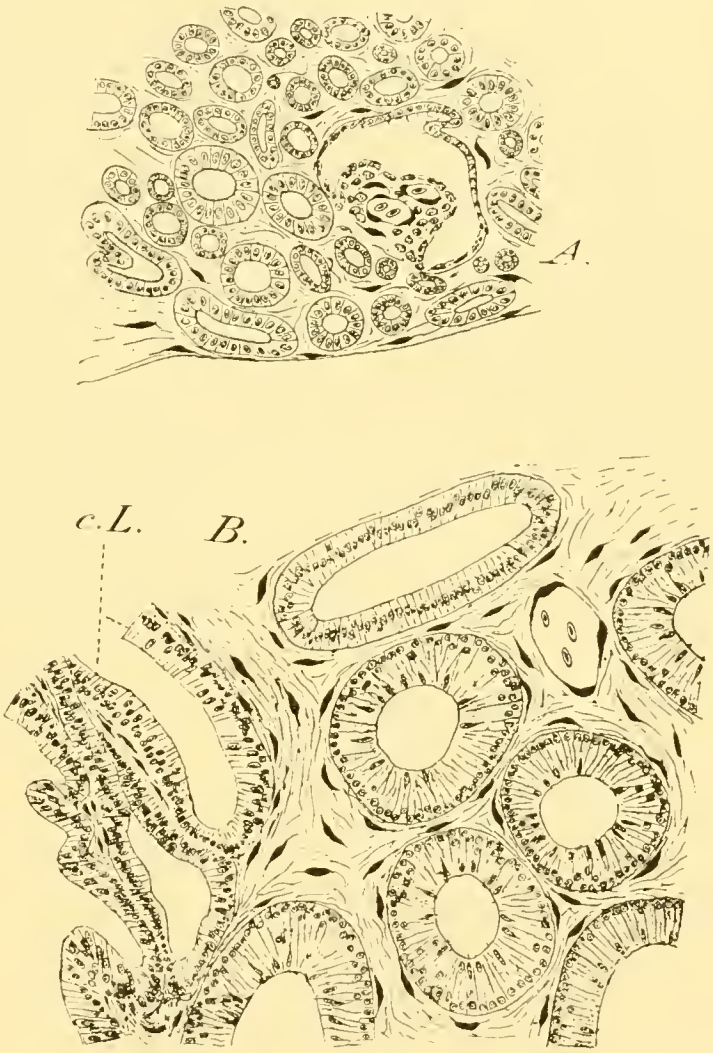


Fig. 70. *Scyllium canicula*, mâle adulte. Figures montrant l'aspect du rein (A) et celui de l'épididyme (B) à un grossissement égal.

Scyllium catulus, mâle non adulte ; 0,m.70. Le rein supérieur est formé de canalicules plus étroits que les canalicules rénaux, à tra-

jet uniforme ; ils ont environ 0,mm.05 de largeur et l'épithélium est composé le cellules cylindriques courtes à noyaux très grands.

Il y a encore des glomérules, mais très réduits, ils ont au maximum 0.mm.025 de diamètre.

Chez le mâle adulte, le rein supérieur est transformé de la même manière que chez *Scyllium canicula*.

Torpedo marmorata, mâle adulte. J'ai débité en coupes un morceau du rein et un morceau de la glande de Leydig et j'ai constaté le même contraste entre ces deux parties que chez les autres Elasmobranches adultes. Dans le rein, les zones étroites des canalicules ont environ 0,mm.036 de largeur et leur épithélium a 0.mm.01 de hauteur ; la zone moyenne présente environ 0.mm.08 de largeur et son épithélium a 0.mm.05 de hauteur.

Torpedo marmorata, femelle non adulte : 0,m.40. Par des coupes faites dans les premiers segments du rein supérieur, au niveau du corps axilliaire, j'ai constaté que les canalicules sont plus étroits que les canalicules du rein inférieur. Ils ne sont pas différenciés en zones, ont partout la même largeur et ne présentent pas de corpuscules de Malpighi.

Raia batis 0.m.35, femelle non adulte. Le rein supérieur rudimentaire existe sur toute la longueur de la partie supérieure du corps jusqu'au niveau du corps axillaire : il est formé de petits pelotons de canalicules étroits terminés en cæcum, sauf vers la limite du rein inférieur où ils présentent des corpuscules de Malpighi peu développés.

Raia batis 0.m.57, mâle non adulte. On distingue 45 segments du corps et 39 vertèbres distinctes. Le rein inférieur a 5 cm. de longueur et 1 cm. de largeur, il se compose de 14 segments à droite et de 13 segments à gauche. Le rein supérieur a 7 cm. de longueur et 0.cm.15 de largeur : il est formé de pelotons de canalicules étroits, ayant 0,mm.05 de largeur, dépourvus partout de corpuscules de Malpighi et se terminant en cæcum. L'épithélium des canalicules a maintenant 0,mm.01 de hauteur et il est formé de cellules cylindriques

courtes à noyau ovalaire très développé. Le canal de Leydig a une largeur de 0,mm.10 à 0,mm.15 et son épithélium une hauteur de 0,mm.025.

Raia nævus, mâle sur le point de devenir adulte ayant 0m.54 de longueur totale. La glande de Leydig est formée partout de canalicules terminés en cæcum, ayant 0,mm.05, à 0,mm.06 de largeur; leur épithélium mesure 0,mm.016 de hauteur. Le canal de Leydig a 0,mm.26 de largeur et son épithélium est composé de cellules cylindriques étroites ayant 0,mm.026 de hauteur. L'épaisseur de la glande sans compter les circonvolutions du canal de Leydig varie de 1—2mm. Comme structure, on observe dans l'épithélium des canalicules, toutes les transitions entre un épithélium composé de cellules cylindriques courtes à noyau ovalaire et un épithélium composé de deux catégories de cellules : a) des cellules cylindriques étroites, à noyau rond et basal et b) des cellules prismatiques amincies vers leur base, à noyau ovalaire et très volumineux. Ces dernières cellules présentent souvent des divisions et autant que j'ai pu l'observer, c'est seulement à leur dépens que l'épithélium multiplie ses éléments : à chaque division il résulte une cellule à noyau basal et une cellule à noyau superficiel capable de se diviser de nouveau.

Raia batis, mâle adulte. La glande de Leydig a 1cm. d'épaisseur et présente la structure caractéristique ; les canalicules sécréteurs ont 0,mm.18 de largeur et leur épithélium a 0,mm.06 de hauteur.

§ 4. *CONCLUSIONS*

D'après ces observations, je crois qu'on peut résumer le développement du système uro-génital des Elasmobranches de la manière suivante.

L'ébauche de l'appareil excréteur consiste en deux catégories d'évaginations du feuillet mésodermique pariétal, aux dépens d'une région de celui-ci appelée *néphrotome* et qui se trouve à la limite des segments primordiaux et des plaques latérales : a) les unes se

forment aux dépens de la partie ventrale du néphrotome dans un nombre restreint de segments supérieurs; b) les autres proviennent de la partie dorsale de ce même néphrotome, dans les segments où on rencontre les évaginations précédentes, ou du néphrotome entier dans les autres segments.

Les évaginations de la première catégorie se dirigent d'abord vers l'extérieur, puis en arrière, se réunissent et leurs terminaisons se confondent dans une masse cellulaire commune. Cette masse cellulaire s'accroît vers le bas sous la forme d'un cordon plein qui se continue entre le mésoderme et l'ectoderme jusqu'au cloaque. L'ectoderme ne participe nullement à la formation de ce cordon. Les évaginations mésodermiques se confondent et le cordon qui les continue en bas se creuse d'une cavité, de sorte que nous avons de chaque côté un canal mésodermique longitudinal (*l'uretère primaire*) en communication avec la cavité générale par un orifice. Plus tard les orifices des deux canaux se réunissent en un pavillon commun.

Les évaginations de la deuxième catégorie sont les *tubes cœlomiques* qui dérivent des pièces intermédiaires (communications des segments primordiaux). Celles-ci, après leur séparation des segments primordiaux, se dirigent vers l'uretère primaire ; par suite du développement plus prononcé de leur feuillet pariétal elles prennent la forme d'ampoules. Leur fond et leur paroi ventrale représentent le feuillet mésodermique pariétal. Au contact de l'uretère primaire, les ampoules poussent un bourgeon ou une évagination qui prolonge leur fond et qui très souvent semble être une évagination formée par leur paroi ventrale. Aux points de réunion avec ces évaginations, la paroi de l'uretère primaire bourgeonne aussi, de sorte que le pont cellulaire de réunion a une ébauche double. Ce pont cellulaire se creuse d'une lumière et alors nous sommes en présence de *canaux segmentaires* qui communiquent d'une part avec la cavité générale et d'autre part avec l'uretère primaire et qui se composent de trois parties : canalicule néphrostomique, vésicule moyenne et canalicule de réunion.

Les canaux segmentaires se forment dans tous les segments entre l'orifice péritonéal de l'uretère primaire et le cloaque. Il se forme également quelquefois des tubes cœlomiques et des canaux segmentaires dans les mêmes segments où se trouvent les évaginations qui sont l'origine de l'uretère primaire, mais ces tubes sont le plus souvent rudimentaires et disparaissent ensuite.

Le *rein* dérive des canaux segmentaires. Le mode de formation présente des variations suivant les types.

I. Chez *Acanthias* la vésicule moyenne du canal segmentaire se fragmente en lobes par suite de la formation d'un tissu mésenchymateux néphrogène. Ces lobes se fragmentent à leur tour et forment du tissu mésenchymateux néphrogène par leurs bords. Le premier lobe séparé est en continuité avec le canalicule de réunion. Le reste de la vésicule moyenne a alors un aspect bilobé : un des lobes est supérieur et l'autre inférieur par rapport au lobe séparé ; celui-ci formera le premier corpuscule de Malpighi et alors le canalicule de réunion devient canalicule rénal primaire. Comme l'uretère primaire a participé à la formation du canalicule de réunion, la partie terminale du canalicule rénal primaire a la valeur de tube collecteur. Les autres canalicules rénaux : secondaires, tertiaires, etc., ont aussi une ébauche double. Aux dépens des lobes séparés de la vésicule moyenne ou aux dépens du tissu mésenchymateux dérivé d'elle se différencient des cupules. Chaque cupule représente une partie de la vésicule moyenne et indirectement une partie du cœlome. L'ordre d'apparition de ces lobes ou cupules est très régulier dans les premiers stades : les cupules d'un ordre donné apparaissent sur les côtés latéraux des cupules précédemment formées et sont de plus en plus voisines de la igne médiane.

Dans la partie terminale du canalicule rénal primaire (tube collecteur) on observe un renflement d'où dérivent des évaginations ; à ces évaginations se réunissent les cæcums qui prolongent les fonds des cupules. La base du canalicule rénal primaire est le canal collecteur d'un segment du rein et les parties terminales des autres canalicules

rénaux peuvent être considérées comme des tubes collecteurs de second ordre.

Tant qu'il n'y a qu'un seul canalicule rénal par segment, la métamérie primitive de l'appareil excréteur est conservée, mais il n'en est plus de même après. Dans chaque segment du rein, les canalicules rénaux supérieurs par rapport au canalicule rénal primaire se forment complètement aux dépens du même canal segmentaire que celui-ci (cupules qui dérivent du lobe inférieur de la vésicule moyenne et canalicules collecteurs formés par bourgeonnement de la base du canalicule rénal primaire).

Mais, pour les canalicules rénaux inférieurs, leur partie initiale provient des cupules dérivées du lobe supérieur de la vésicule moyenne du canal segmentaire immédiatement inférieur et ce n'est que leur partie terminale (tubes ou canalicules collecteurs) qui provient du même canal segmentaire, par bourgeonnement de la base du canalicule rénal primaire. Donc, en leur totalité, les segments du rein acquièrent une *métamérie secondaire* par rapport à la métamérie primaire des canaux segmentaires. Par comparaison avec les restes des canaux segmentaires, non employés à la formation du rein, les segments de celui-ci sont intersegmentaires.

L'arrangement des corpuscules de Malpighi est régulier. Dans chaque segment, ils sont disposés suivant une ligne convexe vers l'extérieur; le plus éloigné de la ligne médiane et le plus dorsal c'est le corpuscule de Malpighi primaire. Des deux côtés de celui-ci, les autres corpuscules de Malpighi sont d'autant plus rapprochés de la ligne médiane et de la face ventrale qu'ils sont plus jeunes.

Le tissu mésenchymateux séparé de la vésicule moyenne, soit directement soit indirectement aux dépens des bords des lobes dérivés de celle-ci, multiplie abondamment ses éléments. Il est pénétré de capillaires et de lacunes sanguines. Les éléments de ce tissu mésenchymateux ont des sorts différents :

a) Ils forment des cupules d'où dérivent des canalicules rénaux.

Ce mode de formation devient de plus en plus général au fur et à mesure qu'on s'adresse à des embryons plus avancés, à des animaux jeunes ou à des types de plus en plus évolués. Donc, de la même manière que chez les Vertébrés supérieurs, nous sommes en présence d'un *tissu mésenchymateux néphrogène* ou d'un blastème rénal.

b) Le tissu néphrogène prend part à la formation des corpuscules de Malpighi. En effet, l'ouverture de la cupule épithéliale est entourée par ce tissu mésenchymateux qui s'arrange de manière à continuer ses bords et proémine ensuite dans sa concavité. Aux dépens des éléments de ce tissu se complète la paroi de la capsule de Bowman; la partie basale de celle-ci en continuité avec la partie initiale du canalicule rénal provient de l'épithélium de la cupule. Le vaisseau du glomérule se forme aux dépens des lacunes vasculaires contenues dans le tissu mésenchymateux proéminé. D'habitude c'est le feuillet viscéral de la capsule de Bowman et la partie du feuillet pariétal avoisinant ce dernier qui dérivent des éléments du tissu mésenchymateux. Mais, souvent le tissu mésenchymateux invagine une partie de la paroi épithéliale de la cupule et alors de ce côté le feuillet pariétal et le feuillet viscéral dérivent de celle-ci, tandis que de l'autre côté le feuillet pariétal de la capsule de Bowman est de nouvelle formation jusqu'à l'origine du canalicule rénal.

c) Le reste du tissu mésenchymateux néphrogène, non employé à la formation du rein, forme du tissu conjonctif et du tissu lymphoïde.

Chez les types les plus primitifs (*Squatina*, *Acanthias*), des vestiges de vésicules moyennes persistent comme tels et sont entourés de tissu lymphoïde, sans présenter aucune communication avec le rein.

II. Chez *Scyllium*, la transition entre les canaux segmentaires et le rein est très évidente. La vésicule moyenne du canal segmentaire forme aussi des lobes, mais le premier lobe dérivé de sa partie distale et externe et qui forme le corpuscule de Malpighi primaire ne se sépare pas tout de suite du reste de la vésicule moyenne auquel aboutit le canalicule néphrostomique. Les corpuscules de Malpighi

primaires, conservent pendant quelque temps une communication avec la cavité générale, au moyen des canalicules intermédiaires situés entre eux et les vestiges de vésicules moyennes. Les corpuscules de Malpighi secondaires eux-mêmes peuvent être pendant quelque temps en réunion avec les vestiges de vésicules moyennes à l'aide de canalicules ou pédicules intermédiaires. Ces canalicules intermédiaires peuvent être considérés comme des canalicules néphrostomiques de deuxième ordre. Ils se dissocient ensuite. Le tissu néphrogène se multiplie aux dépens des éléments formés par les bords des lobes secondaires dérivés de la vésicule moyenne.

III. Chez *Raia*, le processus du développement du rein est plus condensé que chez les autres types et rappelle celui des Vertébrés supérieurs. Les canaux segmentaires perdent leurs relations avec la cavité générale, avant la formation des corpuscules de Malpighi primaires. Les vésicules moyennes, après l'atrophie des canalicules néphrostomiques se présentent sous la forme de cupules évasées dont le fond se continue avec le canalicule de réunion et leurs bords forment du tissu mésenchymateux néphrogène qui les réunit en un cordon néphrogène continu. Le contraste entre la partie supérieure et la partie inférieure du rein est plus frappant que chez les autres types.

Les canalicules rénaux se différencient en zones, parmi lesquelles la moyenne est la plus importante. Dans le canalicule rénal différencié il est impossible de préciser nettement la limite entre la partie provenant directement ou indirectement de l'uretère primaire et celle provenant du tube cœlomique segmentaire, c'est-à-dire entre la partie initiale et la partie terminale : la raison en est qu'après la réunion de ces deux parties, le canalicule s'accroît encore et la différenciation en zones est plus tardive.

Néanmoins il est sûr que la partie provenant de l'uretère primaire est de beaucoup plus réduite que celle provenant du tube cœlomique segmentaire, et que par conséquent la plus grande partie du canalicule urinaire provient de celui-ci. On appelle les parties initiales

des canalicules rénaux : partie secrétrice, et la zone terminale : tube collecteur ; donc la partie sécrétrice provient des tubes cœlomiques segmentaires et les tubes collecteurs de l'uretère primaire ; indirectement l'une et l'autre de ces deux parties dérivent du néphrotome. De même qu'il est impossible d'assigner une limite précise entre la partie initiale et la partie terminale du canalicule rénal, il est également impossible (je suis d'accord en cela avec les auteurs) de faire le départ entre les évaginations qui forment l'uretère primaire et entre la partie du néphrotome d'où dérivent les tubes cœlomiques. On constate toujours une ébauche double, mais on ne peut pas en préciser exactement les limites.

On sait que le seul argument que l'on invoque pour établir une distinction entre les évaginations cœlomiques appelées pronéphros (origine de l'uretère primaire) et celles appelées mésonéphros (tubes cœlomiques qui représentent l'origine de la partie sécrétrice du rein) c'est que les dernières proviennent d'une partie plus dorsale du néphrotome et les premières d'une partie plus ventrale, mais sans qu'on puisse en préciser les limites. Ce que nous appelons *pièce intermédiaire* n'est pas une zone fixe durant le développement. Il est établi maintenant qu'on n'a plus le droit de dire que les évaginations dites pronéphros, se distinguent de celles dites mésonéphros pour le motif que les premières proviennent de l'épithélium de la cavité générale tandis que les dernières représentent les pièces intermédiaires. Rabl (1896) déjà a insisté sur le fait que les orifices des premières se trouvent d'abord à la partie ventrale du segment primordial et qu'elles s'ouvrent plus tard dans la cavité générale proprement dite, par suite de l'accroissement de la paroi latérale du segment primordial entre l'ectoderme et la somatopleure et alors la limite ventrale du segment primordial se déplace dans la direction dorsale. Ce n'est qu'à la suite de cet accroissement que la pièce intermédiaire est indiquée et encore à peine au début.

Les tubes cœlomiques (évaginations segmentaires dites mésonéphros) peuvent se trouver dans quelques segments immédiatement

au-dessous des autres (pronéphros) et en continuité par leurs bords. Elles proviennent de la paroi externe de la pièce intermédiaire, la paroi interne étant à peu près exclusivement employée à la formation du sclérotome. Donc les deux catégories d'évaginations proviennent du feuillet mésodermique pariétal.

Il est peut-être exagéré aussi d'appeler la totalité des parties initiales des canalicules rénaux « *partie sécrétrice* » et la totalité de leurs parties terminales « *tubes collecteurs* ». En effet, l'épithélium des canaux collecteurs et l'épithélium de l'uretère primaire seraient-ils primitivement capables aussi d'une sécrétion, tandis que dans la partie initiale, la première zone ciliée faisant suite au corpuscule de Malpighi n'est pas sécrétrice. En tout cas c'est la première partie qui se spécialise de plus en plus pour la sécrétion proprement dite.

D'après ces observations, je crois qu'au lieu de voir dans les deux catégories d'évaginations cœlomiques, les réprésentants de deux appareils excréteurs différents qui se sont succédés dans le temps (pronéphros et mésonéphros), on doit plutôt voir les parties d'un même appareil, semblables d'abord, mais qui se sont différenciées dans le temps en deux directions différentes : les unes se sont de plus en plus différenciées pour la fonction sécrétrice et les autres pour former les canaux évacuateurs de différents ordres et la divergence de fonction a donc amené une divergence dans le mode ultérieur de développement. L'excrétion est effectuée d'abord par une région déterminée de la paroi cœlomique (néphrotome). Le premier perfectionnement, nécessaire à l'agrandissement de la surface, c'est la formation d'évaginations aux dépens de cette région. Les évaginations se différencient ensuite : quelques-unes forment le canal collecteur primitif ou uretère primaire : les autres restent comme canaux sécréteurs et communiquent d'abord avec la cavité générale : nous sommes en présence des canaux segmentaires (stade néphridioïde). Plus tard, par suite du perfectionnement de l'organisme, le rôle de la cavité générale dans le mécanisme de l'excrétion est complètement assigné par l'appareil circulatoire et alors aux dépens des canaux segmen-

taires se forme le rein qui s'émancipe ensuite complètement de la cavité générale. Le rein enfin, sous l'influence des organes voisins et par suite des relations qu'il contracte avec les glandes génitales, développe davantage sa partie inférieure tandis que sa partie supérieure se modifie ou s'atrophie. Il me semble ainsi plus logique de dire que dans la phylogénie des Vertébrés, le même appareil excréteur s'est perfectionné et s'est modifié sucessivement à différents stades, que de dire avec Rabl qu'il a changé deux fois : d'abord au stade compris entre les Acraniens et les Craniotes, puis entre les Anamniotes et les Amniotes. Entre les différents stades, il y a eu des transitions ; ces transitions et les différents stades eux-mêmes peuvent présenter des différences suivant les groupes d'animaux auxquels on s'adresse.

Les modifications ultérieures que nous constatons dans l'évolution du rein et de son uretère primaire, sont dues aux rapports que ces organes contractent avec les glandes génitales. Ces modifications sont considérables et se manifestent graduellement dans le développement. Les rapports et les modifications sont différents suivant le sexe. Voici ce qu'on constate chez la femelle :

a) La division de l'uretère primaire en une partie ventrale : canal de Müller ou oviducte et une partie dorsale : canal de Wolff ou uretère secondaire. Cette division commence au niveau du premier canal segmentaire ; la partie initiale comprise entre celui-ci et l'orifice péritonéal reste en communication avec l'oviducte et constitue la trompe de celui-ci.

b) Le rein développe davantage ses segments inférieurs, tandis que les segments supérieurs entrent en atrophie de plus en plus prononcée suivant qu'on remonte de la partie inférieure vers la partie supérieure et suivant qu'on s'adresse des types primitifs à des types de plus en plus évolués. En effet, quelquefois, un certain nombre de canaux segmentaires supérieurs ne se développent plus, et les autres segments de cette partie sont beaucoup moins développés en masse que les segments inférieurs. Dans le groupe des Raies, dans le plus

grand nombre des segments supérieurs il ne se forme plus de corpuscules de Malpighi et les canalicules peu développés disparaissent graduellement avant que les animaux soient adultes.

c) La partie supérieure du canal de Wolff disparaît aussi. La partie inférieure se dilate et constitue la vessie urinaire; les extrémités inférieures des canaux des deux côtés sont réunies dans un sinus commun qui se termine à une papille sur la paroi dorsale du cloaque.

d) Les canaux collecteurs des segments inférieurs du rein allongent leur partie terminale, aux dépens de la paroi dorsale de l'uretère primaire; ils se séparent graduellement de celui-ci et arrivent à se terminer à la partie inférieure de la vessie urinaire, à la limite entre celle-ci et le sinus urinaire, soit séparément, soit réunis (au moins quelques-uns) dans un canal collecteur commun ou uretère proprement dit.

e) Les orifices péritonéaux des oviductes sont réunis en un pavillon commun; les oviductes se différencient dans les parties suivantes: trompe, glande nidamentaire, oviducte proprement dit et utérus.

Chez le mâle :

a) L'uretère primaire ne se divise que tout à fait incomplètement en deux suivant sa longueur (sauf chez *Chimaera* où la division est complète). Il sépare la partie initiale en communication avec la cavité générale; cette partie forme la trompe rudimentaire du mâle. Il sépare aussi une région tout à fait réduite de la partie ventrale de son extrémité inférieure, que l'on appelle utérus masculin. Le reste du canal est en continuité avec le premier canal segmentaire ou avec le canal collecteur du premier segment du rein, et représente sur la plus grande partie de son trajet l'uretère primaire entièrement. Il est appelé canal de Wolff, pourtant il est facile de voir qu'il est différent du canal ainsi nommé chez la femelle. Je l'appelle canal de Leydig.

b) Un certain nombre de canalicules néphrostomiques appartenant

aux segments les plus supérieurs, en nombre de plus en plus réduit, suivant qu'on s'adresse à des types de plus en plus évolués, se transforment en vaisseaux efférents, qui établissent la communication du testicule avec le canal de Leydig par l'intermédiaire du rein. Les entonnoirs segmentaires perdent leur relation avec la cavité générale et se réunissent dans un canal longitudinal commun dans la base du testicule (canal central); celui-ci envoie dans la masse du testicule des bourgeons qui se réunissent aux ampoules testiculaires et forment les vaisseaux séminifères. Par l'autre extrémité, les vaisseaux efférents se terminent dans ce qui, des vésicules moyennes, reste non employé dans la formation du rein. Ces vestiges se réunissent en un canal longitudinal improprement appelé canal longitudinal du rein : je l'appelle canal longitudinal de l'épididyme. Ce canal existe chez *Squatina*, *Acanthias*, *Centrina*, *Mustelus*, *Galeus*; il est à peine indiqué chez *Scyllium*, il n'existe pas chez les Raies. Le canal longitudinal de l'épididyme communique avec un certain nombre de canalicules rénaux par de courts *canalicules intermédiaires* qui proviennent des pédicules cellulaires qui se trouvent primitivement entre le vestige de la vésicule moyenne et l'ébauche de ces canalicules rénaux. De sorte que dans le cas le plus compliqué, le trajet du testicule au canal de Leydig comprend les parties suivantes : canalicules séminifères, canal central du testicule, vaisseaux efférents, canal longitudinal de l'épididyme, canalicules intermédiaires et canalicules rénaux. Chez les Raies, le premier canal segmentaire forme directement le vaisseau efférent sans transformation préalable en rein et se continue directement avec la partie initiale du canal de Leydig. Les segments du rein intercalés entre le système efférent du testicule et le canal de Leydig constituent l'épididyme. Tous les corpuscules de Malpighi aussi bien ceux qui sont dans la voie efférente du testicule, que ceux qui n'y sont pas s'atrophient, avant que les animaux ne soient adultes. Chez les Raies, il ne se forme même pas de corpuscules de Malpighi. L'épithélium des canalicules change de structure.

c) L'uretère primaire contribue par sa paroi dorsale à l'allongement des canalicules collecteurs des segments du rein ; ce fait est plus prononcé que chez la femelle. Cet allongement est réduit pour les canalicules collecteurs supérieurs ; il est tout à fait prononcé pour les canalicules collecteurs des segments inférieurs : ceux-ci se séparent complètement du canal de Leydig et se réunissent en totalité ou en partie dans un canal collecteur commun ou *uretère proprement dit*.

d) Les segments inférieurs du rein dont les canalicules collecteurs se sont complètement séparés du canal de Leydig et persistent comme tels, sont très développés et forment le rein proprement dit. Tous les segments supérieurs dont les canaux collecteurs ne se sont pas complètement séparés du canal de Leydig se modifient et parviennent à ressembler à l'épididyme proprement dit et ensemble avec celui-ci, constituent la *glande de Leydig* des anciens auteurs, complètement méconnue depuis Semper (1875). En ce qui concerne le rein supérieur, on distingue deux cas parmi les Elasmobranches :

1° Chez les Squales, cette partie fonctionne comme rein pendant l'état jeune de l'animal.

2° Chez les Raies, dès le commencement, cette partie n'est pas un rein fonctionnel : des corpuscules de Malpighi ne se forment pas et les canalicules sont peu développés tant que les animaux ne sont pas adultes.

e) Le canal de Leydig devient spermiducte et sa partie inférieure se différencie en vésicule séminale.

En ce qui concerne les glandes génitales, j'ai observé aussi que les cellules progerminatives apparaissent de très bonne heure et que les glandes dérivent de la partie supérieure des plis génitaux.

CHAPITRE II

ANATOMIE ET HISTOLOGIE

§ 1. *Glandes génitales*

Les observations sur la morphologie de ces organes, données par différents auteurs, coïncident en tout ce qu'il y a d'essentiel : il

en résulte que je n'ai presque rien à ajouter. Je rappelle que ces glandes dérivent de la partie supérieure des plis génitaux, qui se forment de chaque côté entre le mésentère et les entonnoirs segmentaires. Cette partie supérieure des plis est caractérisée par un épithélium cylindrique et par des ovules primordiaux. La partie inférieure des plis s'atrophie ou persiste chez plusieurs espèces comme *organe épigonal*. Celui-ci est une masse de consistance molle et de couleur grisâtre qui descend jusqu'à la partie inférieure du corps entre la glande digitiforme et l'intestin terminal. J. Müller (1843) considérait l'organe épigonal comme un reste de corps de Wolff. Semper (1875) a montré que son origine est commune avec les glandes génitales. L'organe épigonal manque chez *Squatina*, *Acanthias*, *Torpedo*; il est très peu développé chez *Raia*.

Les glandes génitales sont suspendues par un repli péritonéal (mésorchium ou mésoarium) à la paroi dorsale et supérieure de la cavité abdominale, de chaque côté de la colonne vertébrale. Les testicules sont toujours pairs : comme forme, ils sont allongés à peu près cylindriques chez les Squales : chez les Raies, ils sont aplatis et leur face externe est divisée en petits lobes de contour arrondi ou polygonal. Ils présentent des variations de forme et d'aspect suivant les individus et suivant la saison. Les ovaires sont des glandes exogènes de même que chez les Vertébrés supérieurs ; il sont toujours une forme aplatie. Les ovules se développent vers la face externe. Chez plusieurs genres : *Scyllium*, *Pristiurus*, *Galeus*, *Mustelus*, *Carcharias*, l'ovaire gauche est atrophié ; il n'est représenté que par un pli de très faible hauteur en continuité avec l'organe épigonal correspondant. Chez l'embryon jeune, les plis génitaux sont d'abord également développés d'un côté et de l'autre dans les deux sexes ; mais des différences s'établissent ensuite. Ainsi, chez les embryons de *Galeus*, au moment de la naissance, on observe que chez le mâle les plis génitaux sont symétriques. Ils prennent insertion sur l'œsophage, un peu en arrière de l'extrémité supérieure du rein et ont chacun 2 mm. de largeur et 1 mm. d'épaisseur ; ils se réunissent en

bas en une masse commune (organe épigonal) dont les deux moitiés, droite et gauche, sont reconnaissables et également développées ; cette masse acquiert en largeur vers l'extrémité inférieure, où elle se termine à la base de la glande digitiforme. Chez la femelle, les plis génitaux ont la même étendue, mais ils sont inégalement développés : le gauche a 1,mm.5 de largeur et 0,mm.5 d'épaisseur ; le droit a 5,mm.5 de largeur et 1,mm.5 d'épaisseur ; l'organe épigonal est aussi plus développé du côté droit dans sa moitié supérieure. Chez la femelle adulte de *Galeus*, à la place de l'ovaire gauche on trouve un pli ayant 0,cm.8 de largeur, tandis que du côté droit l'ovaire est bien développé, ayant 8 cm. de largeur ; la surface germinative occupe le côté externe de l'ovaire sur une longueur de 10-12 cm. et sur une largeur de 4-5 cm.

I. Müller (1840) faisait une comparaison entre les Squales à membrane nictitante et à un seul ovaire et les Oiseaux qui ont aussi ces particularités. Bruch (1860) expliquait l'atrophie de l'ovaire gauche par suite de ses rapports avec les organes voisins (le foie et l'estomac). Semper ne se prononce d'aucune manière sur la cause de l'atrophie de cet organe ; il dit seulement que cette cause ne peut pas être cherchée dans des influences mécaniques (la traction longitudinale du corps) sur la symétrie de l'organe. Il remarque que les organes internes sont également développés et que la même influence devrait s'exercer sur le testicule qui pourtant est toujours double. Je crois pourtant qu'on peut se ranger à l'opinion de Bruch. Des influences semblables ont été montrées par Howes entre le rein et l'estomac et par Redeke entre le développement énorme de l'intestin spiral et la réduction de l'oviducte droit, chez *Trygon*. On observe que l'ovaire est pair chez les espèces dont la cavité du corps est volumineuse (*Squatina*, *Raia*). Chez les espèces où la cavité du corps est étroite, l'estomac bourré d'aliments peut avoir une influence plus prononcée sur l'ovaire (par suite du grand développement que présentent les ovules à leur maturité) que sur le testicule. Il n'en est pas de même chez les espèces où la cavité du corps est large ; dans ce cas, l'ovaire

gauche est aussi développé que l'ovaire droit et davantage même. Ainsi chez une femelle adulte de *Squatina*, l'ovaire gauche mesurait 35 cm. de longueur, 9 cm. de largeur et sur sa face germinative il y avait 25 ovules bien développés. L'ovaire droit mesurait 25 cm. de longueur, 7,cm.5 de largeur et sur sa face germinative il y avait seulement 7 ovules bien développés. Chez *Acanthias* l'ovaire est double, bien qu'il s'agisse d'un type à cavité du corps étroite ; mais dans ce genre, les ovaires sont courts et ne descendent pas plus bas que l'extrémité inférieure de l'œsophage qui a une paroi très épaisse et des papilles très développées à sa face interne.

En ce qui concerne la structure, l'ovaire est formé : a) d'une enveloppe péritonéale composée de l'épithélium péritonéal et du tissu conjonctif ; b) de cellules germinatives aux dépens desquelles se forment les follicules primordiaux ; c) d'un stroma formé surtout par du tissu lymphoïde pénétré de lacunes et de canaux lymphatiques et des tractus de tissu conjonctif contenant des vaisseaux sanguins. Les follicules sont entourés de tissu conjonctif ; l'épithélium folliculaire est formé soit uniquement de cellules cubiques aplaties, soit de cellules cylindriques coexistant avec des cellules arrondies.

Le testicule est formé par la même enveloppe péritonéale, par le même stroma qui de plus est pénétré par des canalicules séminifères et par les ampoules séminifères. L'organe épigonal est formé par un stroma semblable à celui des glandes génitales. Les cellules lymphoïdes sont surtout des éléments petits, à noyau grand et à couche cytoplasmique réduite. Les follicules primordiaux et les ampoules spermatogènes proviennent des cellules progerminatives.

Les dimensions des ovules arrivés à maturité varient avec les espèces ; leur grandeur est proportionnelle à celle du corps ; chez *Scyllium canicula* les ovules mûrs ont environ 1,cm.5 de diamètre ; chez *Sc. catulus* 2,cm.5 ; chez *Acanthias vulgaris* 3 cm. chez *Galeus canis* 5 cm. ; chez *Squatina angelus* 6 cm. ; chez

Raia batis 7 cm. Chez les ovipares les œufs sont pondus par deux : chez les vivipares, un nombre plus ou moins grand d'ovules, suivant les espèces, arrivent à maturité en même temps : de 2 à 10 chez *Acanthias*, de 26 à 40 chez *Galeus*, de 20 à 30 chez *Squatina*.

§. 2. *Entonnoirs, canalicules néphrostomiques et vestiges de vésicules segmentaires : ilôts de tissu lymphoïde : vaisseaux efférents et canal longitudinal de l'épididyme.*

Toutes ces conformations méritent d'être traitées ensemble au point de vue morphologique. Elles nous représentent les parties des canaux segmentaires non employées à la formation du rein. Quelques-unes de ces parties se sont conservées dans leur forme primitive (entonnoirs, canalicules néphrostomiques et vestiges de vésicules) ; d'autres, au contraire, sont modifiées par suite de l'adaptation à une fonction nouvelle (ilôts de tissu lymphoïde, vaisseaux efférents, canal longitudinal de l'épididyme). Les premiers ne se rencontrent, à l'état adulte, que chez les types les plus primitifs ; chez les autres, on constate leur atrophie et leur disparition partielle ou totale.

Les canaux segmentaires établissent, dans les premiers stades de la vie embryonnaire, une communication entre la cavité générale et l'uretère primaire. On leur distingue les parties suivantes : a) le canalicule néphrostomique continuant l'entonnoir ouvert dans la cavité générale ; b) la vésicule moyenne : c) le canalicule de réunion. Le rein se forme aux dépens du canalicule de réunion et aux dépens des lobes et d'un tissu mésenchymateux embryonnaire (tissu néphrogène) formés par la vésicule moyenne. Le reste de celle-ci et une partie du tissu mésenchymateux séparé d'elle, de même que le canalicule néphrostomique ne sont pas employés à la formation du rein et nous représentent, au contraire, l'origine de ces différentes conformations dont nous nous occupons dans ce chapitre. Les vestiges de vésicules et les ilôts de tissu lymphoïde dérivent des vésicules

moyennes et du tissu mésenchymateux néphrogène. Les vaisseaux efférents sont des canalicules néphrostomiques transformés : leurs entonnoirs ont formé le canal central situé dans la base du testicule: ce canal, à son tour, a formé par bourgeonnement les canalicules séminifères qui ont pénétré dans la masse du testicule et se sont réunis aux ampoules. Les restes de vésicules moyennes où aboutissent les vaisseaux efférents ont formé le canal longitudinal de l'épididyme (improprement appelé canal longitudinal du rein). Ce canal communique avec le canal de Leydig par l'intermédiaire du rein et le mode de communication diffère, comme nous l'avons vu, suivant les types.

Le nombre des vaisseaux efférents est plus élevé et le canal longitudinal de l'épididyme est plus long chez les types les plus primitifs. Chez les types les plus évolués, le nombre de vaisseaux efférents se réduit de plus en plus et en définitive, on n'en trouve qu'un seul et le canal longitudinal de l'épididyme n'existe plus (*Raia*). Il est certain que primitivement le nombre de vaisseaux efférents était plus grand ; non seulement nous les trouvons en nombre plus grand chez les types les plus primitifs, mais de plus on observe chez ceux-ci une preuve de leur réduction dans le fait qu'on trouve dans le mésorchium, entre les vaisseaux efférents à l'état fonctionnel et les canalicules néphrostomiques typiques, un ou plusieurs canalicules parallèles aux premiers, mais dont la lumière est incomplète. Ils ne présentent aucun vestige d'entonnoir et leurs extrémités vers le canal central du testicule et vers le canal longitudinal de l'épididyme sont des cordons fibreux ; ces canaux sont certainement des vaisseaux efférents en régression. On ne peut pas les considérer comme des canalicules néphrostomiques proprement dits, parce que pour ceux-ci, le processus de régression est tout autre. En effet, Guitel (1897) a établi que des trois parties du canalicule néphrostomique : canalicule, néphrostome et plage épithéliale, c'est la première qui s'atrophie tout d'abord et ensuite les deux autres. Or, c'est juste le contraire pour les canalicules dont je parle.

Les entonnoirs et les canalicules néphrostomiques ont été observés l'abord par Semper et Balfour. Semper dit que Leydig en avait eu déjà connaissance. Comme l'ont déjà observé Semper et Guitel, il y a, en ce qui concerne le nombre et l'arrangement des entonnoirs et des canalicules néphrostomiques, des variations suivant l'espèce, suivant le sexe, suivant l'âge : il y a, en outre, des différences individuelles, des différences d'un côté et de l'autre du même individu.

Mais en ce qui concerne la terminaison rénale des canalicules néphrostomiques, les avis ont été partagés. Semper (**1875**) considère le canalicule néphrostomique comme une partie intégrante du canalicule rénal et soutient l'existence d'une communication entre la cavité générale et le rein. La même opinion est soutenue par Rabl, Haller, etc. Les observations de Meyer (**1875**) et de Schneider (**1897**) ont passé inaperçues. Dans tous les manuels didactiques, on nous parle encore de cette communication du rein avec la cavité générale chez les adultes et on considère le canalicule néphrostomique comme la partie initiale du canalicule rénal primaire. Dans une étude tout à fait récente sur le développement des organes urinaires des Vertébrés, Félix (**1904**, in Handbuch der vergeichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbelthiere) passe complètement sous silence les observations de Meyer et de Schneider. En ce qui concerne la fonction du canalicule néphrostomique, il s'exprime ainsi : « sicher wird es Flüssigkeit aus dem Leibeshöhle dem Urnierenkanälchen und durch dieses dem primären Harnleiter zuleiten können. » Les observations de Meyer portent sur des femelles adultes d'*Acanthias* et celles de Schneider sur *Squatina* à l'état jeune. Pour ma part, j'ai pu me convaincre de la justesse de leurs observations, car j'ai observé que pour ces espèces, non seulement à l'état adulte ou jeune, mais même à l'état embryonnaire, dès que le rein se forme, il ne communique plus avec la cavité générale et si chez quelques types (*Scyllium*), il commence par en communiquer, cette communication cesse ensuite. Meyer ne dit rien sur la question de savoir quelle est la signification morphologique de l'organe lymphoïde auquel aboutit le canalicule

néphrostomique. Schneider considère respectivement la masse cellulaire et la vésicule où se termine le canalicule néphrostomique comme corpuscule de Malpighi rudimentaire et pavillon interne du conduit segmentaire ; or, il n'en est pas ainsi.

Je résume les observations et les recherches que j'ai faites, relativement à ces différentes parties, sur les Elasmobranches qu'on rencontre à Roscoff.

Squatina angelus, mâle adulte, 1,m.30. Il y a, sur le fond de la cavité du corps, d'un côté et de l'autre de la ligne médiane et en comptant de bas en haut, 19 paires d'entonnoirs segmentaires. Les premiers se trouvent au niveau du quatrième segment rénal, à une distance de 5 cm, de l'extrémité inférieure du rein. Ces entonnoirs, de même que les six paires suivantes, sont situés vers la base du méso de la glande digitiforme de l'intestin terminal ; puis on en trouve cinq autres entre celui-ci et la base du mésorchium ; les sept derniers sont sur le mésorchium. Les entonnoirs du mésorchium sont allongés transversalement et sont de plus en plus rapprochés de la base du testicule ; l'ouverture des deux derniers (le dix-huitième et le dix-neuvième) est presque linéaire. Les autres entonnoirs situés en dehors du mésorchium sont ovalaires et obliques ; leur grand axe est dirigé du haut et de l'intérieur en bas et vers l'extérieur. Les entonnoirs présentent une lèvre inférieure taillée à pic et une lèvre supérieure plane. Leur diamètre longitudinal varie de 3 mm. à 1 cm. et le diamètre transversal de 1 à 5 mm. Chaque entonnoir se continue vers le rein par un canalicule néphrostomique. On aperçoit, sans aucune préparation, de ces canalicules sur une certaine étendue entre les entonnoirs et le rein et surtout dans le mésorchium. Les canalicules inférieurs sont difficiles à voir à cause de l'épaisseur du péritoine et du tissu conjonctif qui l'attache à la surface du rein. En remontant dans le mésorchium, on observe trois canalicules incomplets, se présentant sous la forme de cordons parallèles aux canalicules néphrostomiques précédents et séparés entre eux par la même distance qu'entre ceux-ci. Enfin, dans la

partie supérieure du mésorchium, on observe les vaisseaux efférents au nombre de six d'un côté et de l'autre.

Sans aucune préparation, on aperçoit à travers le péritoine, entre les segments du rein proprement dit et entre les segments inférieurs de la glande de Leydig (rein supérieur transformé), des masses d'aspect brunâtre situées à la surface des vaisseaux efférents du système veineux porte-rénal. Vers la partie inférieure du corps, ces masses sont isolées, mais en remontant, on les trouve réunies les unes aux autres par leurs extrémités supérieure et inférieure. En enlevant le péritoine, j'ai suivi par dissection les canalicules faisant suite aux entonnoirs jusque dans ces masses brunâtres (v. pl. XV). Tandis que dans la partie supérieure, les canalicules ont un trajet transversal, vers la partie inférieure, ils se dirigent d'abord en bas et vers l'extérieur pour arriver aux masses brunâtres correspondantes, de sorte que les deux extrémités du canalicule se trouvent au niveau de deux segments différents du corps. Le canalicule néphrostomique le plus inférieur se terminait dans une masse brunâtre située entre le troisième et le deuxième segment inférieur du rein. Cette masse brunâtre, de même que les cinq suivantes, ont un aspect de lentille biconvexe à grand axe dirigé transversalement. Plus bas, entre le premier et le deuxième segment rénal inférieur, il y à encore une masse brunâtre tout à fait réduite, mais correspondant à celle-ci, il n'y a plus ni canalicule néphrostomique, ni entonnoir segmentaire. Tandis que les autres masses brunâtres dont je viens de parler ont un diamètre transversal de 8 mm. à 2 cm. et un diamètre longitudinal de 4 à 5 mm., la dernière était de beaucoup plus réduite et mesurait 1 mm. tout au plus, aussi bien en longueur qu'en largeur. En remontant, les masses brunâtres suivantes, correspondant du sixième au douzième canalicule néphrostomique, sont moins développées transversalement et davantage suivant la longueur, de sorte qu'elles arrivent respectivement en contact et se présentent sous la forme d'un cordon longitudinal non interrompu, mais alternativement plus large et plus étroit et situé à la surface du rein,

du côté externe. Les trois masses brunâtres suivantes, correspondant au treizième, quatorzième et quinzième canalicule néphrostomique, ont un aspect losangique ; elles sont encore réunies par leurs extrémités très amincies ; enfin, les dernières masses brunâtres correspondant aux canalicules néphrostomiques du quinzième au dix-neuvième sont triangulaires et de plus en plus réduites, de sorte que la dernière est à peine perceptible. Correspondant aux trois canalicules incomplets situés entre les canalicules néphrostomiques et les vaisseaux efférents, je n'ai rien constaté de semblable aux masses brunâtres et les canalicules en question se perdent bien avant d'arriver à la surface du rein.

Les vaisseaux efférents arrivent à un canal longitudinal se présentant respectivement plus renflé à l'embouchure de ceux-ci. De la même manière que les vaisseaux efférents sont homologues aux canalicules néphrostomiques, le canal longitudinal correspond à un nombre de vestiges de vésicules moyennes réunis et non transformés en masses brunâtres. Ce canal longitudinal est situé du côté interne de l'épididyme (les six segments supérieurs de la glande de Leydig) : de ce canal longitudinal partent six petits canalicules transversaux qui pénètrent dans la masse de l'épididyme ; ce sont les canalicules intermédiaires qui se continuent avec de canalicules de l'épididyme provenant de canalicules rénaux transformés. A l'autre extrémité, les vaisseaux efférents se continuent avec un réseau compliqué situé dans la base du testicule et d'où partent les canalicules séminifères qui se perdent dans la masse de celui-ci. Semper (1875), ne dit rien de l'existence du canal longitudinal de l'épididyme chez *Squatina*. Il l'a constaté seulement chez *Centrina* et *Mustelus*. Or, j'ai constaté qu'il existe aussi chez *Squatina*, *Acanthias*, *Galeus* : il est très réduit chez *Scyllium* et n'existe plus chez les Raies. Donc, l'exemplaire que nous venons d'examiner, présentait de chaque côté dix-neuf entonnoirs et canalicules néphrostomiques, vingt masses brunâtres, trois canalicules rudimentaires et six vaisseaux efférents.

Chez un autre *Squatina angelus*, mâle adulte, ayant la même

longueur 1,m.30, j'ai constaté du côté gauche 18 entonnoirs et canalicules néphrostomiques, 4 canalicules incomplets et 6 vaisseaux efférents. Du côté droit, il y avait 20 entonnoirs et canalicules néphrostomiques, 4 canalicules incomplets et 5 vaisseaux efférents. Donc, chez cet exemplaire, il y avait, du côté droit, entonnoir et canalicule néphrostomique correspondant au segment rénal le plus inférieur. Tandis que du côté droit, c'était le treizième entonnoir qui se trouvait à l'extrémité inférieure du mésorchium, à gauche, c'était le quinzième. Ce fait tient à ce que le mésorchium était plus développé du côté droit.

Chez un *Squatina angelus*, mâle, ayant 1,m.15 de longueur, j'ai constaté d'un côté et de l'autre 19 entonnoirs et canalicules néphrostomiques, 4 canalicules incomplets et 6 vaisseaux efférents. Chez des exemplaires jeunes mesurant 0,m.24 à 0,m.27, j'ai constaté le même nombre d'entonnoirs et de canalicules que dans le cas précédent.

Squatina angelus, femelle adulte, mesurant 1m.50 de longueur totale. J'ai constaté du côté droit 18 entonnoirs et canalicules néphrostomiques bien développés, parmi lesquels 12 au-dessous du mésoarium et 6 à la surface de celui-ci ; du côté gauche le même nombre mais 7 à la surface du mésoarium et 11 au-dessous de celui-ci. Enfin, d'un côté et de l'autre, j'ai constaté plus en haut dans le mésoarium 5 canalicules rudimentaires, ne communiquant plus avec la cavité générale et étant éloignés aussi bien de la base de l'ovaire que de celle du rein. De la même manière que chez le mâle, les canalicules néphrostomiques supérieurs sont transversaux, tandis que les inférieurs ont un trajet oblique. Ils se terminent aussi dans des masses brunâtres situées entre les segments du rein et ayant la même conformation que chez le mâle. Il y avait de chaque côté 21 de ces masses. Correspondant à la plus inférieure, qui était très réduite, il n'y avait pas de canalicule et d'entonnoir ; les deux supérieures correspondaient à des canalicules rudimentaires. Les masses brunâtres situées en bas du onzième segment rénal étaient isolées ; en haut de celui-ci, elles étaient réunies, sauf les deux dernières qui correspondaient à

des canalicules rudimentaires et qui, elles-mêmes, étaient très réduites. Je n'ai constaté aucun rudiment semblable aux vaisseaux efférents et au canal longitudinal du mâle. Donc, dans la partie supérieure, il y avait un grand nombre d'entonnoirs et de canalicules néphrostomiques disparus; à la partie inférieure, une seule paire.

Chez une autre *Squatina angelus*, femelle adulte, ayant 1,m.45 de longueur, j'ai constaté 21 paires d'entonnoirs et de canalicules néphrostomiques, dont 12 au-dessous de la base du mésoarium et 9 à la surface de celui-ci ; en outre 2 canalicules rudimentaires.

Chez un exemplaire femelle jeune de la même espèce, mesurant 1,m.05 de longueur, j'ai constaté 17 paires d'entonnoirs et canalicules bien développés situés entre le renflement inférieur de l'oviducte (utérus non encore développé) et le niveau de la glande nidamentaire aussi très peu développée à ce stade. En outre, il y avait encore les rudiments de deux autres canalicules à la partie inférieure de la cavité du corps et trois autres à la partie supérieure dans le mésoarium.

Je ne saurai guère ajouter sur la structure des entonnoirs, des canalicules néphrostomiques, des vaisseaux efférents et du canal longitudinal dans lequel ces derniers se terminent. Ils sont formés par un épithélium haut et vibratile ; à la base des cellules est une membrane vitrée ; le noyau, ovalaire ou allongé, occupe le milieu de la cellule ; à la surface des cellules sont des cils très développés et, correspondant à ceux-ci, des granulations basilaires et des racines cytoplasmiques.

Mais il faut que j'insiste davantage sur les masses brunâtres auxquelles aboutissent les canalicules néphrostomiques (fig. 71 et 72). D'abord, je dois remarquer que ces conformations ne se présentent sous cet aspect que chez les individus ayant atteint un certain développement. Chez les individus jeunes, ces conformations n'apparaissent pas avec autant d'évidence. On constate que les canalicules néphrostomiques aboutissent à des vésicules situées sur les veines efférentes du rein. Schneider (1897) décrit ces conformations comme des vésicules formées par un épithélium vibratile moins

haut que celui des canalicules ; en outre, du côté latéral de chacune de ces vésicules, il décrit une masse cellulaire, qui peut-être, serait un corpuscule de Malpighi rudimentaire. Il ne dit pas si ces deux parties

Fig. 71. — *Squatina angelus*, mâle adulte. Une coupe frontale par une vésicule segmentaire et la masse lymphoïde correspondante.

sont séparées ou en continuité. Dans la masse cellulaire il trouve : *a*) des leucocytes, qu'il croit émigrés de la cavité générale : *b*) des globules rouges à l'état normal ou en dégénérescence (corpuscules de couleur jaune orangé) et *c*) des cellules non phagocytaires. Je puis

ajouter que la vésicule, soit simple, soit lobée, n'a jamais une paroi complète ; au contraire, la paroi est interrompue en de nombreux endroits et l'épithélium vibratile diminue de hauteur, se continue et se perd dans la masse cellulaire. La masse cellulaire est un véritable organe lymphoïde ; elle est pénétrée de vaisseaux sanguins qui se résolvent en lacunes et comme structure, elle présente un réseau de tissu conjonctif adénoïde dont les mailles sont occupées par des globules rouges et différentes catégories de lymphoblastes. Les glo-

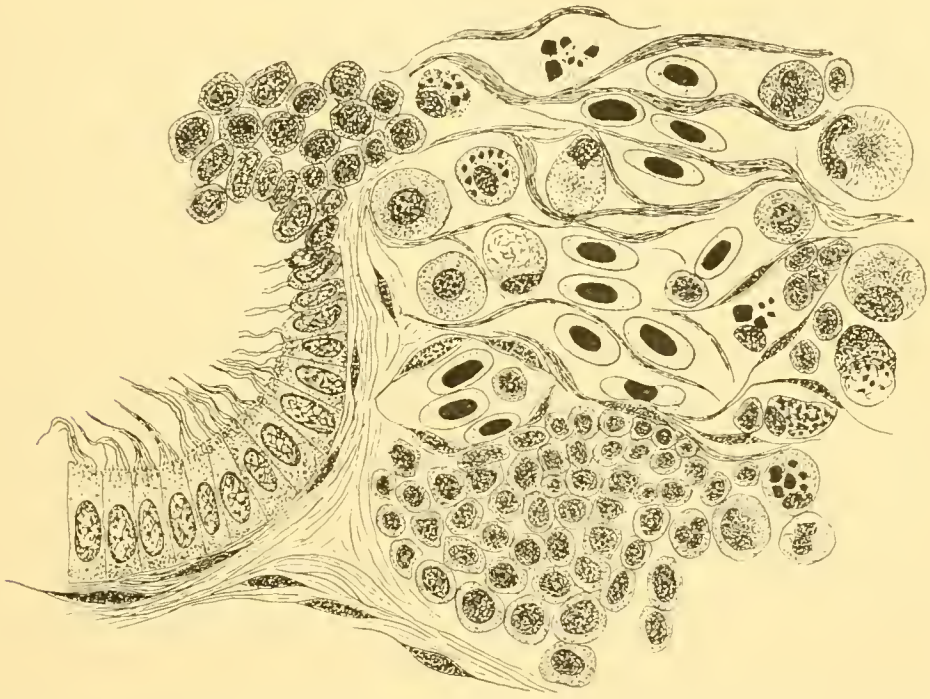


Fig. 72. — *Squatina angelus*, adulte. Éléments du tissu lymphoïde en continuité avec l'épithélium vibratile de la vésicule segmentaire.

bules rouges ont une forme ovale, ils ont généralement 0.mm.018 comme grand diamètre et 0.mm.012 comme petit diamètre. En général, les lymphocytes sont plus petits que les globules rouges ; leur couche cytoplasmique est très réduite. Mais il y a aussi de grands lymphocytes qui ont 0.mm.027 de diamètre ; ils sont sphériques, leur noyau est souvent excentrique et de forme irrégulière : rond, allongé ou en forme de croissant ; leur cytoplasma présente une structure radiaire qui est plus compacte vers le centre. Souvent les grands

lymphocytes sont bourrés de particules étrangères et j'ai observé aussi de ces lymphocytes détruits.

Enfin, on observe des lymphocytes à noyau fragmenté irrégulièrement (plurinucléés). On observe des lymphocytes fixes, surtout chez les jeunes animaux : ils se présentent comme des massifs parenchymateux. Entre ces derniers et la paroi épithéliale de la vésicule, il y a toutes les transitions. On voit en plusieurs endroits que l'épithélium cylindrique vibratile diminue en hauteur de sorte que nous avons des cellules cubiques ou plus basses avec des cils courts ou sans cils et enfin des cellules tout à fait semblables aux lymphocytes. On constate, d'autre part, des formes de passage entre ces cellules et les lymphocytes. Comme entre la masse lymphoïde et la vésicule, il n'y a aucune limite, il n'est pas étonnant de trouver des lymphocytes et des globules rouges accumulés dans la lumière de celle-ci. Il ne s'agit donc pas de leucocytes émigrés de la cavité générale, mais de leucocytes formés ici sur place. D'ailleurs, ce fait est tout à fait explicable par suite des rapports intimes de ces masses lymphoïdes avec les veines à la surface desquelles elles se trouvent. Des ramifications de ces veines se perdent dans ces organes lymphoïdes et se résolvent en des lacunes ; la circulation est très ralentie. Vialleton (1902) admet aussi une multiplication des lymphocytes dans ces organes. Il a constaté que les caractères histologiques des veines rénales des Elasmobranches se rapprochent absolument de ceux des capillaires ou lacunes lymphatiques. Ces veines sont pour la plupart en rapport avec des masses lymphoïdes de divers ordres : *a*) avec les corps lymphoïdes de Meyer (organes phagocytaires de Schneider) qui sont justement les conformations dont nous nous occupons ; *b*) avec des masses leucocytaires très variables qui existent soit dans le rein, soit autour des organes adjacents à la face dorsale du rein. Elles reçoivent les lymphocytes issus de ces centres lymphoïdes.

Je répète que les vésicules segmentaires et les ilôts de tissu lymphoïde ne communiquent pas avec les canalicules rénaux ; ils sont

séparés de ceux-ci par du tissu conjonctif ; mais ils communiquent avec la cavité générale. Des produits tombés ou introduits artificiellement dans la cavité générale sont conduits par le canalicule néphrostomique cilié dans la vésicule ou entre les éléments du tissu lymphoïde ; jamais on ne les trouve dans les canalicules urinaires. J'ai refait les expériences de Schneider. Le 27 juin 1904, j'ai pu me procurer un *Squatina angelus* mâle, vivant, mesurant 1,m.15 de longueur totale. Je l'ai conservé vivant environ une dizaine de jours au laboratoire de Roscoff. Cet animal a reçu dans la cavité générale, pendant deux jours consécutifs, une injection de 100 cm.c. d'une solution de noir de Sépia dans l'eau de mer ; j'avais ajouté à la solution un peu de carmin en poudre. Trois jours après la dernière injection, l'animal a été sacrifié. J'ai constaté, aussi bien dans les canalicules néphrostomiques que dans les vésicules et dans le tissu lymphoïde des corpuscules de noir de Sépia et de carmin ; je n'ai pas trouvé de pareils corpuscules dans les canalicules rénaux et par des coupes en série j'ai pu me convaincre que ces canalicules n'ont aucun rapport avec les canalicules néphrostomiques et la cavité générale. J'ai refait la même expérience et j'ai obtenu le même résultat, chez une femelle jeune mesurant 0,m.27 de longueur. J'ai observé en plus quelques grains de carmin entre les canalicules du rein, mais jamais à leur intérieur.

Ces faits nous montrent le mode primitif de fonctionnement des canaux segmentaires, fonction réduite maintenant au transport des particules tombées dans la cavité générale jusque dans les masses lymphoïdes. Je puis affirmer que ce fait a lieu à l'état normal. J'ai observé chez une *Squatina angelus* femelle adulte, dont les utérus étaient occupés par de grands embryons, sur le point d'être mis en liberté, que les vésicules segmentaires et les masses lymphoïdes étaient bourrées de granules vitellins. Des ovules tombés dans la cavité générale n'ont pas été engagés dans les oviductes, parce qu'il n'y avait pas de place. Ils se sont dissociés et leurs éléments ont été conduits dans les vésicules et dans les masses lymphoïdes. J'ai refait

plusieurs fois cette observation sur des *Acanthias* femelles. Les canalicules néphrostomiques eux-mêmes étaient quelquefois renflés de place en place, mais c'étaient surtout les vésicules qui étaient bien renflées et pleines de granules vitellins.

De l'étude du développement il résulte que ces vésicules et masses lymphoïdes ne représentent pas des corpuscules de Malpighi rudimentaires ; les vésicules sont des vestiges des vésicules moyennes des canaux segmentaires et le tissu lymphoïde provient du tissu mésenchymateux néphrogène séparé d'elles.

En ce qui concerne les autres Elasmobranches, j'ai peu de chose à dire sur les conformations qui font le sujet de ce paragraphe. On trouve des détails dans les mémoires de Semper et de Guitel. En passant en revue la série des Elasmobranches, des plus primitifs aux plus évolués, on voit que ces conformations disparaissent graduellement : d'abord on ne rencontre plus de vésicules et de masses lymphoïdes segmentaires que chez *Acanthias*, qui est le type le plus voisin de *Squatina ;* ensuite, les canalicules néphrostomiques et les entonnoirs segmentaires ; enfin le nombre de vaisseaux efférents est de plus en plus réduit et le canal longitudinal de l'épididyme disparaît aussi. La marche de cette atrophie n'est pas tout à fait régulière chez les différents représentants du groupe. Ainsi *Scyllium*, qui possède encore un certain nombre d'entonnoirs segmentaires et des traces de canalicules, a le canal longitudinal de l'épididyme moins développé et les vaisseaux efférents en nombre plus réduit que chez *Mustelus* et *Galeus* qui n'ont pas d'entonnoirs segmentaires. *Centrina* a un canal longitudinal de l'épididyme aussi développé que chez *Acanthias*, un nombre de vaisseaux efférents plus grand que chez celui-ci, mais les canalicules néphrostomiques et les entonnoirs segmentaires sont plus atrophiés.

Les premiers canalicules et entonnoirs qui disparaissent sont ceux qui font suite aux vaisseaux efférents ; ce sont tous les supérieurs chez la femelle ; en second lieu, ceux de la partie la plus inférieure du tronc et enfin ceux de la partie moyenne situés au niveau du mésentère.

Chez *Acanthias vulgaris* mâle adulte, j'ai constaté de chaque côté 5 à 7 vaisseaux efférents, 2 ou 3 canalicules rudimentaires et 24 entonnoirs et canalicules néphrostomiques. Il y en a qui s'atrophient complètement, parce que chez de jeunes embryons mesurant 2,cm.5 de longueur, j'ai constaté 37 ou 38 entonnoirs ouverts dans la cavité générale. En ce qui concerne le nombre et la situation des entonnoirs segmentaires chez *Acanthias* et *Scyllium*, mes observations concordent avec les descriptions de Guitel.

En dehors du tissu lymphoïde qui entoure les vestiges de vésicules segmentaires chez *Acanthias* et *Squatina*, il y a encore de ce tissu dans le rein des animaux adultes. Il est très abondant sur toute la face ventrale du rein chez *Acanthias*, il est abondant aussi chez *Torpedo*. J'ai observé en outre de petits îlots irréguliers entre les corpuscules de Malpighi chez *Squatina* et vers la face dorsale du rein chez plusieurs types; mais chez plusieurs Elasmobranches, on ne trouve pas de tissu lymphoïde dans le rein des adultes. Ce tissu lymphoïde provient du tissu embryonnaire néphrogène très abondant chez les animaux jeunes. Aux dépens des éléments de ce tissu se forment des canalicules rénaux, du tissu conjonctif et du tissu lymphoïde. On trouve du tissu lymphoïde dans le rein de plusieurs Anamniotes ; ainsi, il a été étudié dernièrement par Drzewina (1904) dans le rein du *Proteus anguineus*.

Le tissu néphrogène embryonnaire est appelé par Haller (1902) tissu lymphatique ou pseudolymphatique ; il décrit la distribution de celui-ci chez *Acanthias*, où il entoure comme substance intercalaire les canalicules de la face ventrale du rein et les corps surrénaux. Il a observé des leucocytes entre les éléments de ce tissu, mais il n'admet pas qu'ils puissent s'y former ; au contraire, il admet que les éléments de ce tissu lymphoïde sont détruits par les leucocytes. Quant à l'origine des éléments de ce tissu lymphoïde, Haller croit qu'ils proviennent, au moins en partie sinon en totalité, de canalicules rénaux en régression. Il croit aussi qu'un certain nombre de canalicules rénaux de la partie dorsale du rein se dissocient et que leurs éléments sont

employés à la formation des corps surrénaux et interrénaux. Mes observations ne peuvent pas confirmer les vues de Haller. Ni le tissu lymphoïde ni les corps surrénaux et interrénaux ne proviennent des canalicules rénaux; au contraire, c'est le tissu mésenchymateux néphrogène qui est primitif et c'est lui qui est l'origine du tissu lymphoïde du rein. D'ailleurs, les conclusions de Haller sont *a priori* invraisemblables. On trouve le tissu mésenchymateux en grande abondance chez l'animal tout jeune, alors qu'il y a un nombre plus réduit de canalicules rénaux. Avec le développement du rein, ce tissu est de plus en plus réduit. Or, si les conclusions de Haller étaient justes, c'est le contraire qu'on devrait constater. Ce qu'il a considéré comme canalicules rénaux en dissociation. doit être, ou bien de pareils canalicules en formation, ou bien des lobes de la vésicule moyenne en continuité avec le tissu mésenchymateux ou lymphoïde, comme nous l'avons déjà vu.

Chez *Scyllium*, le nombre des vaisseaux efférents est de 1-3 et le canal longitudinal de l'épididyme est peu développé. Chez *Mustelus* et *Galeus* on trouve 3-5 vàisseaux efférents réunis vers l'épididyme en un canal longitudinal qui communique avec un nombre correspondant de canalicules de l'épididyme. Chez *Raia* et *Torpedo* il y a un seul vaisseau efférent et aucune trace de canal longitudinal de l'épididyme. Le canal efférent unique se continue directement avec la partie initiale du canal de Wolff.

Chez un *Centrina Salviani*, mâle adulte, que j'ai examiné à la station zoologique de Banyuls-sur-Mer, j'ai constaté la présence de 25 paires d'entonnoirs segmentaires plus ou moins complets : 8 paires au niveau du méso de la glande digitiforme; 6 entre celui-ci et l'extrémité inférieure du mésentère et 11 au niveau de celui-ci. Ce ne sont que les derniers qui présentent des orifices cœlomiques et des canalicules néphrostomiques rudimentaires; les autres sont seulement des plages épithéliales ciliées. Dans le mésorchium, il y avait du côté gauche 2 canalicules rudimentaires et 18 vaisseaux efférents; du côté droit, 2 canalicules rudimentaires et 6 vaisseaux

efférents ; enfin d'un côté et de l'autre le canal longitudinal de l'épididyme, constaté déjà par SEMPER.

Pores abdominaux. J'insiste un peu sur ces conformations qui nous représentent la voie primitive d'élimination des produits génitaux chez les Vertébrés et qui n'ont rien de commun avec les conformations dont nous venons de nous occuper.

Pour *Squatina*, SCHNEIDER les a observés, tandis que REDEKE dit qu'ils n'existent pas. Or, j'ai constaté qu'ils sont tout à fait nets chez les animaux jeunes et qu'ils s'obstruent avec l'âge.

§ 3. *Rein, épididyme et glande de Leydig ; leurs conduits évacuateurs.*

Nous avons vu déjà que I. MÜLLER (1830), dans son mémoire : *De glandularum secernentium structura*... etc., a décrit dans le système génito-urinaire des Raies mâles, à la partie supérieure du rein, distinct de celui-ci et du testicule, un autre *organe glandulaire.* LEYDIG (1851), décrit l'appareil génital mâle de *Chimaera monstruosa* comme composé du testicule, de l'épididyme (Nebenhoden) et d'une *glande accessoire,* qui se trouve du côté interne du spermiducte entre la tête de l'épididyme et l'extrémité supérieure du rein. LEYDIG (1852), constate l'existence de cette glande accessoire chez les Raies et les Squales. HYRTL (1853), confirme l'observation de Leydig sur *Chimaera* et appelle cette glande accessoire *glande de Leydig*. H. STANNIUS (1854), reconnaît comme appartenant à l'appareil génital mâle des Elasmobranches, outre le testicule et l'épididyme, un organe accessoire qui serait analogue au corps de Wolff.

Remarquons d'une part, que ces auteurs ne nous disent rien de la signification morphologique de cet organe accessoire et n'établissent pas ses rapports avec le rein. D'autre part, dans son mémoire, LEYDIG nous dit, au chapitre concernant les glandes génitales, que cette glande accessoire est très longue chez les Squales et qu'elle s'étend entre le Nebenhoden et le rein ; puis au chapitre concernant le rein, il nous dit que ce dernier, chez les mêmes animaux, est

long et étroit et s'étend à peu près sur toute la longueur de la cavité du corps. C'est ainsi que Semper (1875) affirme que Leydig n'a pas connu l'organe que Hyrtl appelle *glande de Leydig*. Or, Leydig l'a très bien connu, mais il a probablement ignoré, comme les autres auteurs cités, qu'il s'agit là d'une portion du rein transformé. Il n'a pas précisé non plus les différences entre les deux sexes. La description que Leydig donne du rein, peut s'appliquer aux individus femelles, où la partie supérieure ne se transforme pas et persiste comme rein. Mais cette partie, quoiqu'ayant la même structure, est bien moins développée comme masse ; elle est plus étroite et bien moins épaisse que la partie inférieure (zone caudale), qui correspond au rein non transformé du mâle. Si l'on s'adresse aux différentes espèces, on voit qu'elle perd de plus en plus en longueur, parce qu'un nombre de plus en plus grand de segments supérieurs s'atrophient durant la vie même. En outre, chez les Squales mâles jeunes, on ne peut pas établir une distinction entre la glande de Leydig et le rein proprement dit, car la transformation de la partie supérieure du rein en glande annexe génitale, s'accomplit assez tard chez ceux-ci, seulement lorsqu'ils sont sur le point de devenir adultes. C'est alors que cette partie acquiert un volume plus considérable et change de structure, d'aspect et de couleur. Chez les Raies, la distinction est plus facile à faire, parce que chez ces animaux, même à l'état jeune, la partie supérieure n'a ni l'aspect ni la structure du rein.

Semper emploie les dénominations de *glande de Leydig* et de *rein proprement dit*, se basant pour cette distinction, qu'il qualifie d'apparente, sur les rapports des conduits évacuateurs ; il ne reconnaît aucune différence de structure entre ces deux parties. Il emploie ces dénominations aussi bien pour la femelle que pour le mâle. Personne depuis n'emploie ces denominations, et les observations de Hyrtl et de Leydig ont été complètement méconnues. C'est ainsi que Rabl (1896), dans son mémoire, page 743, dit : « Denn es ist doch bisher von Niemandem bezweifelt werden, das auch der vordere, auf den

Nebenhoden folgende Abschnitt der Niere, ein harnbereitendes Organ ist. » Redeke (1899) dit qu'un rein genital n'existe pas chez *Chimaera*. Haller (1902), ne connaît pas non plus la glande de Leydig.

Je suis convaincu que dans chacun des nombreux mémoires qu'on a écrit sur le système génito-urinaire des Elasmobranches, il y a une part de vérité, mais aucun n'est complet. D'une part, on ne tient pas suffisamment compte des observations des autres et d'autre part des recherches n'ont pas été poursuivies par un même auteur, comparativement sur plusieurs espèces, chez les deux sexes et aux différents stades de la vie ; on comprend alors pourquoi tant de contradictions. Les derniers travaux surtout portent seulement sur les premiers stades embryonnaires. On soutient donc que les canalicules néphrostomiques sont des parties essentielles du rein et qu'il y a une communication persistante entre la cavité générale et celui-ci.

Le développement des différentes parties du système génito-urinaire des Elasmobranches se continue durant l'état jeune de l'animal jusqu'à l'état adulte ; il n'a donc pas été complètement étudié. Dans mes recherches, je me suis adressé à plusieurs espèces en portant l'attention sur les divergences que présentent les deux sexes et en suivant le développement jusqu'à ce que les animaux deviennent adultes. Mes études ont donc embrassé un champ relativement étendu ; aussi, n'ai-je peut-être pas suffisamment serré de près les détails, mais je peux préciser les grandes lignes du développement du rein et de ses conduits excréteurs et les modifications qu'ils éprouvent par suite des relations qu'ils contractent avec les glandes génitales. J'expose maintenant des observations anatomiques sur des animaux adultes et cela comparativement dans les deux sexes. Je reviendrai dans un autre paragraphe sur la structure des différentes parties.

A l'état adulte, nous rencontrons dans les différentes parties du système génito-urinaire, des différences entre les deux sexes. Des parties ayant la même valeur morphologique n'accomplissent pas la

même fonction physiologique. D'autre part, on trouve des conformations semblables de valeur morphologique différente. Les dissemblances qu'on trouve entre les deux sexes sont tout à fait explicables. Les modifications qui surviennent dans le rein et dans son conduit primitif sont dues aux relations établies entre ces organes et les glandes génitales. Or, comme ces relations sont plus intimes dans le sexe mâle, les modifications qui en résultent sont plus profondes. Mais, on peut faire dériver les conformations définitives qu'on trouve chez les adultes des deux sexes, d'un même type primitif. Cette dérivation est tout à fait conforme à ce que l'embryologie nous enseigne.

Supposons le rein composé d'un nombre de segments distincts et étendu sur toute la longueur du fond de la cavité du corps. De chacun de ces segments sort un canalicule collecteur court qui se déverse dans un canal longitudinal, situé du côté interne du rein et communiquant avec la cavité générale par sa partie supérieure en forme de pavillon. C'est l'uretère primaire. Voyons maintenant quelles sont les modifications que subissent le rein et son uretère primaire par suite de relations qu'ils contractent avec les glandes génitales. D'abord chez la femelle. Les ovules, détachés de l'ovaire, tombent dans la cavité générale et s'engagent dans l'uretère primaire par l'intermédiaire de son pavillon. On conçoit le besoin physiologique qui s'impose maintenant : les ovules doivent être séparés dans leur parcours de l'urine. C'est pour ce motif que l'uretère primaire se sépare en deux suivant sa longueur : en une partie ventrale et une partie dorsale. La séparation commence au niveau du premier canalicule collecteur rénal, de sorte que nous avons maintenant un canal ventral faisant suite au pavillon et qui reçoit les ovules, c'est *l'oviducte ou canal de Müller,* et un canal dorsal recevant l'urine par l'intermédiaire des canalicules collecteurs, c'est *l'uretère secondaire ou canal de Wolff.*

Chez le mâle, les spermatozoïdes empruntent aussi, comme voie d'évacuation, l'uretère primaire, mais leur accès dans celui-ci n'est

pas direct. Cette voie est formée d'abord par quelques canalicules néphrostomiques modifiés en vaisseaux efférents. Ceux-ci communiquent avec l'uretère primaire, non directement, mais par l'intermédiaire des quelques canalicules rénaux des segments supérieurs. Ces segments supérieurs du rein se modifieront et constituent l'*épididyme*. Il est nécessaire que les spermatozoïdes engagés dans l'uretère primaire soient séparés de l'urine dans leur trajet. Pour satisfaire ce besoin physiologique, il arrive que l'uretère primaire sépare de sa paroi dorsale, des parties de plus en plus longues en continuité avec chacun des canalicules collecteurs. Les ouvertures de ceux-ci se trouvent ainsi rapportées de plus en plus vers le bas. De cette manière, les canalicules collecteurs d'un certain nombre de segments inférieurs du rein se séparent de l'uretère primaire et s'ouvrent à côté de celui-ci, soit individuellement, soit une fois réunis par leurs bases, dans un canal collecteur commun ou *uretère proprement dit*. Mais, tous les autres segments, qui n'arrivent pas à séparer leurs canalicules collecteurs et qui continuent à s'ouvrir dans l'uretère primaire (zone craniale et médiane) se modifient et forment la glande accessoire génitale appelée glande de Leydig.

Les choses ne restent pas aussi simples, car dans chaque sexe, on rencontre en plus des modifications semblables à celles du sexe opposé et qui sont à expliquer soit par suite du retentissement de l'organisation de celui-ci, soit par suite d'un hermaphroditisme primitif. En effet, il faut mettre dans la catégorie de pareilles modifications, le fait que chez le mâle, l'uretère primaire sépare de lui le pavillon avec une petite partie de sa paroi ventrale faisant suite à celui-ci, de même qu'une petite partie vers sa terminaison inférieure (utérus masculin). D'autre part, chez la femelle, les canalicules collecteurs des segments inférieurs du rein (zone caudale) se séparent presque complètement de l'uretère primaire. Donc, l'influence des glandes génitales femelles se manifeste dans la séparation de l'uretère primaire en une partie ventrale ou canal de Müller et une partie dorsale ou canal de Wolff. Cette séparation est complète chez la femelle,

très réduite chez le mâle. L'influence des glandes génitales mâles se manifeste par l'allongement des canalicules collecteurs, de sorte qu'un certain nombre de ceux-ci sont complètement séparés de l'uretère primaire. Ce phénomène est plus prononcé chez le mâle que chez la femelle. En outre, et chez le mâle seulement, les segments du rein dont les canalicules collecteurs ne se sont pas séparés de l'uretère primaire, se modifient en glande accessoire de l'appareil génital. Chez la femelle, les mêmes segments peuvent persister comme rein, ou s'atrophient en plus ou moins grand nombre suivant les espèces. L'influence des glandes génitales se répercute donc aussi bien sur l'uretère primaire que sur le rein lui-même. Les modifications sont différentes dans les deux sexes et se manifestent graduellement dans l'ontogénie.

Voyons d'abord les parties dérivées de l'uretère primaire. Si nous conservons les dénominations de canal de Müller et de canal de Wolff pour les deux parties résultées de sa division longitudinale chez la femelle, il n'est pas juste qu'on emploie les mêmes dénominations chez le mâle. En effet, chez celui-ci, la division s'accomplit d'une autre manière. Le spermiducte ou ce qu'on appelle canal de Wolff chez le mâle n'a pas la valeur du canal de Wolff de la femelle. Le canal de Wolff de la femelle nous représente la moitié dorsale de l'uretère primaire, complète dans la partie supérieure, mais incomplète dans la partie inférieure, par suite de la participation de cette paroi à l'allongement des canalicules collecteurs inférieurs. Chez le mâle, le canal de Wolff nous représente plutôt la partie ventrale de l'uretère primaire, parce que, en dehors des *Holocéphales*, les courts rudiments de canal de Müller ne se trouvent qu'aux extrémités supérieure et inférieure. La paroi dorsale de l'uretère primaire contribue davantage chez le mâle à l'allongement des canalicules collecteurs. Ceux-ci sont en effet plus nombreux et plus allongés que chez la femelle.

Donc comme le canal de Wolff n'a pas la même valeur morphologique dans les deux sexes, il est plus commode, si l'on veut conserver

cette dénomination chez la femelle, d'en employer une autre chez le mâle, ou inversement. Semper (1875) s'est servi de la dénomination de *canal de Leydig* qu'il a appliquée aux deux sexes. Je propose de conserver la dénomination de canal de Wolff chez la femelle et de canal de Leydig chez le mâle. Pour les parties dérivées de l'uretère primaire, nous avons les dénominations suivantes : *canal de Müller* pour l'oviducte chez la femelle; les rudiments de celui-ci chez le mâle sont : le pavillon et l'utérus masculin. Pour le canal de Leydig chez le mâle, on peut employer le terme de spermiducte mais en faisant la remarque que chez les Squales à l'état jeune, ce canal est d'abord un uretère. Chez la femelle, le canal de Wolff peut s'appeler *uretère secondaire*. Je trouve peu commode la dénomination d'uretère principal, que lui donne Redeke (1898), pour le motif que si l'on passe en revue les différentes espèces on voit que ce canal, ainsi que la partie supérieure du rein sont de plus en plus réduits. On peut appeler *uretère tertiaire ou uretère proprement dit* le canal résultant de la réunion des canalicules collecteurs du rein inférieur qui se sont séparés du canal de Wolff. C'est dans ce canal que je vois l'homologue de l'uretère des Vertébrés supérieurs. La partie terminale du spermiducte a été appelée *vésicule séminale*. L'utérus masculin a été appelé *sac séminal*. Le terme de sac séminal ne peut guère s'appliquer que chez les Squales, tandis que chez les Raies cet organe remplit le rôle d'une vessie urinaire. Comme *vessie urinaire*, on trouve des conformations différentes chez le mâle et chez la femelle. Ainsi chez la femelle, la vessie urinaire est toujours la partie terminale de l'uretère secondaire ou canal de Wolff. Chez le mâle, dans la majorité des Squales, c'est le canal résultant de la réunion des premiers canalicules collecteurs du rein proprement dit (l'uretère définitif) qui est renflé en vessie urinaire. Martin Saint-Ange (1856) a comparé à tort cette conformation avec la vessie urinaire de la femelle. Cette vessie urinaire chez les Squales mâles n'est manifeste qu'à l'état adulte. Chez les Raies mâles, je n'ai jamais constaté la même modification que chez les *Squales*, au

contraire c'est l'*utérus masculin* qui remplit le rôle de vessie urinaire.

Avant de passer à des descriptions particulières j'insiste encore sur la distinction à faire d'une part entre le rein et la glande de Leydig et d'autre part entre celle-ci et l'épididyme. Parmi les auteurs anciens, I. Müller, Stannius, Martin Saint-Ange et Hyrtl, ont appelé *épididyme* ou *Nebenhoden* la partie supérieure très circonvolutionnée du spermiducte. Pour Bruch, Vogt et Pappenheim l'épididyme est cette partie du spermiducte plus la glande de Leydig entière; du moins c'est cela qu'on comprend par la partie sinueuse du canal déférent et de ses cæcums latéraux. Pour Semper, l'épididyme est la partie supérieure ou génitale de la glande de Leydig, qui manque chez la femelle. L'épididyme ou Nebenhoden comprend, d'après lui, autant de segments du rein qu'il y a de canalicules néphrostomiques transformés en vaisseaux efférents. Je conserve, pour le rein transformé du mâle (zone craniale et médiane) la dénomination de *glande de Leydig* et je reconnnais comme épididyme seulement la partie de celle-ci qui est en relation avec les vaisseaux efférents. Je remarque en outre, que s'il s'agit de Squales, la dénomination de glande de Leydig n'est propre que pour l'état adulte, tandis que chez les Raies elle s'applique à n'importe quelle époque de la vie. C'est parce que chez les premiers, cette partie apparaît et fonctionne d'abord comme rein et la transformation s'accomplit en rapport avec la maturité sexuelle. Chez les derniers, dès le commencement, on est en présence de deux organes différents. Si l'on passe en revue la partie supérieure du rein chez la femelle, laquelle correspond au rein modifié ou glande de Leydig du mâle, en commençant par les types les plus primitifs pour aboutir aux plus évolués, on voit que c'est un organe appelé à disparaître. J'appelle cette partie rein supérieur, par rapport à la partie inférieure ou rein proprement dit. Le rein supérieur de la femelle et la glande de Leydig du mâle sont des conformations comparables au corps de Wolff des Vertébrés supérieurs. Chez plusieurs Reptiles, le corps de Wolff fonctionne comme organe urinaire pendant un certain temps de la vie. La partie inférieure ou

rein proprement dit (zone caudale) est le même organe que le rein des Vertébrés supérieurs.

Je passe à la description des cas particuliers que j'ai examinés à Roscoff.

Squatina angelus, mâle adulte de longueur totale 1,m.30 (pl. XV, f. 1). La longueur de la cavité abdominale est de 32 cm. La glande de Leydig commence à 3cm. au-dessous du diaphragme, elle a une longueur de 17,cm.5. Le rein proprement dit a une longueur de 11cm. La face ventrale de la glande de Leydig, sauf sur son côté externe, est recouverte par les nombreuses circonvolutions du spermiducte. En reclinant celui-ci, on constate que la glande de Leydig se compose de 19 segments, parmi lesquels les 6 supérieurs, qui sont en relation avec les vaisseaux efférents, constituent l'épididyme. Le rein est composé seulement de 10 segments, mais probablement le dernier provient de la réunion de deux autres. La largeur de la glande de Leydig varie de 0,cm.9—1,cm.8 et l'épaisseur de 0,cm3—0,cm 7. La largeur du rein varie de 1,cm.5—3,cm.5 et l'épaisseur de 0,cm.5—1cm. Le testicule a 14 cm. de longueur et 1,cm.5 d'épaisseur. Les différents segments du rein et de la glande de Leydig correspondent en longueur aux vertèbres et aux segments du corps. La métamérie de ces différentes parties est plus nette chez *Squatina* que chez n'importe quel autre type d'Elasmobranches.

Les masses lymphoïdes brunâtres auxquelles aboutissent les canalicules néphrostomiques alternent régulièrement avec les segments du rein et de la glande de Leydig. Les vaisseaux afférents et efférents du système veineux porte rénal, ont aussi une disposition métamérique très nette. Les afférents se trouvent à la face dorsale des segments du rein, les efférents à la face ventrale, entre les segments de celui-ci.

La couleur de la glande de Leydig est rose blanchâtre, celle du rein rouge brunâtre. De chacun des segments de la glande de Leydig sort un canalicule collecteur, qui passe au-dessus du canalicule

néphrostomique correspondant, se dirige en bas et vers l'intérieur et après un court trajet se déverse dans le spermiducte, au niveau de la limite supérieure du segment suivant. Le spermiducte décrit de nombreuses circonvolutions à la surface de la glande de Leydig et surtout à la partie supérieure de celle-ci (tête de l'épididyme.) Au fur et à mesure qu'il descend vers la partie inférieure, il gagne en largeur et le nombre de circonvolutions est de plus en plus réduit. Arrivé à la limite supérieure du rein il a déjà un diamètre de 0.cm.5 ; il remonte un peu du côté interne et enfin il descend en ligne droite jusqu'à la partie inférieure de la cavité du corps. Cette dernière partie du spermiducte (vésicule séminale) a un diamètre de 1 cm. A l'extérieur elle paraît striée transversalement. Les stries correspondent à des septa horizontaux internes qui divisent l'organe en un grand nombre de compartiments. La vésicule séminale se trouve située sur le côté interne du rein, à la surface duquel elle détermine un enfoncement. De chacun des segments du rein, sort aussi un canal collecteur ; le premier se dirige en bas et se réunit avec le deuxième ; le canalicule commun ainsi constitué se dirige en bas, en reçoit un troisième et ainsi de suite, de sorte que les canalicules collecteurs du rein sont réunis dans un canal longitudinal : *l'uretère*. C'est donc un canal en dehors du canal de Leydig, situé à la face dorsale de celui-ci et séparé de lui sur tout son trajet, jusque dans la partie la plus inférieure. Ici, ils s'ouvrent par un orifice commun dans un sac ou renflement vésiculeux (utérus masculin) situé à la face ventrale de la partie inférieure de la vésicule séminale et du rein. La lumière de ce sac se continue dans la base du pénis qui proémine sur la paroi dorsale du cloaque. Dans le pénis, les deux canalicules continuant la lumière des sacs séminaux des deux côtés sont séparés jusque vers son extrémité. Le sac séminal ou utérus masculin se continue en haut par un cordon fibreux situé sur le côté externe de la vésicule séminale.

Squatina angelus, femelle adulte, de longueur totale 1,m.50. La longueur de la cavité abdominale est de 40 cm. Le rein commence

à 8 cm. au-dessous du diaphragme. Il a une longueur totale de 31,cm.5, dont 19 pour la partie supérieure et 12,5 pour la partie inférieure. La première correspondant à la glande de Leydig du mâle, est d'autant plus réduite qu'elle est plus éloignée de la limite supérieure de la deuxième partie ou rein inférieur. Partant de celui-ci, j'ai pu compter 16 segments; mais les 6 derniers, les plus supérieurs étaient très difficiles à distinguer, parce qu'ici le rein se présente plutôt sous la forme d'un cordon de tissu conjonctif contenant aussi des canalicules. Les autres 11 segments sont nets et présentent le même aspect que les segments du rein inférieur ou proprement dit, mais ils sont moins développés commme masse que ceux de ce dernier.

Le rein inférieur se compose de 11 segments. Tandis que celui-ci a une largeur de 1,cm.5—3,cm.8 et une épaisseur de 0,cm.6—1,cm.3 la partie supérieure présente à la limite du rein inférieur une largeur de 1,cm.4 et une épaisseur de 0,cm.4 ; un peu plus haut, la largeur se réduit à 1cm.et l'épaisseur à 0,cm.3 ; plus haut encore la largeur est de 0,cm.8 et l'épaisseur de 0,cm.2—0,cm.25 et dans les segments les plus supérieurs la largeur n'est seulement que de 0,cm.2 et l'épaisseur de 0,cm.1. De chacun des segments du rein supérieur sort un canalicule collecteur très court qui se déverse immédiatement dans le canal de Wolff qui court à la surface du rein de son côté interne. C'est un canal étroit, ayant un diamètre de 0,cm.1 au plus, qui se dirige vers le bas presque en ligne droite et, arrivé au niveau du rein inférieur, s'éloigne de celui-ci. Il devient plus large, atteint un diamètre de 0.cm.3, arrive à côté de l'utérus, se dirige vers le bas du côté interne de celui-ci et se réunit avec son congénère de l'autre côté dans un court sinus commun. Celui-ci s'ouvre à la base de la papille urinaire qui proémine sur la paroi dorsale du cloaque, au-dessous des orifices utérins. Les canalicules collecteurs des segments du rein inférieur se comportent autrement. Ceux des huit premiers segments forment un canal longitudinal ou uretère, les trois derniers en forment un autre. Les parties terminales de ces deux

canaux remontent vers l'intérieur et s'ouvrent séparément dans le sinus résulté de la réunion des deux canaux de Wolff. Le rein entier composé donc de 27 segments correspond en longueur à 24 vertèbres et à 24 segments du corps seulement. Cette discordance tient à ce que les segments supérieurs du rein, peu développés, ne correspondent plus en longueur aux segments du corps (voir pl. XV, fig. 2).

Squatina angelus, mâle de longueur totale 1,m.15. Cet exemplaire était juste sur le point de devenir adulte. Le testicule était encore peu développé, ayant une longueur de 8 cm., une largeur de 1,cm.5 et une épaisseur de 0,cm,8; il ne présentait pas de lobes, tandis que le même organe chez l'adulte est lobé et a une épaisseur plus considérable. Par des coupes, j'ai constaté que le rein supérieur était en voie de transformation. Dans les premiers segments on ne rencontrait plus de corpuscules de Malpighi, mais dans les autres il y en avait encore. L'épithélium des canalicules présentait un aspect intermédiaire entre l'épithélium des canalicules rénaux et celui des canalicules de la glande de Leydig des animaux adultes. La glande de Leydig, à ce moment, avait 1cm. de largeur et de 0,cm.2—0,cm.3 d'épaisseur. Le rein avait 2—3cm. de largeur et 0,cm5.—1cm. d'épaisseur.

Squatina angelus. femelle de longueur totale 1m.; exemplaire non encore adulte. Le rein avait une longueur totale de 25cm, dont 14 pour la partie supérieure et 11 pour la partie inférieure. Le rein inférieur est composé de 11 segments, le supérieur de 16 ou 17. Les deux ou trois premiers segments supérieurs étaient difficiles à distinguer. Il y avait deux choses à remarquer : d'une part la différence entre le rein supérieur et le rein inférieur était moins évidente que chez les individus adultes. En se dirigeant de la limite du rein inférieur vers le haut, les segments diminuaient graduellement en largeur et en épaisseur, pourtant la disproportion n'était pas aussi évidente que chez l'adulte. Donc le rein supérieur ne s'accroît pas dans la même proportion que le rein inférieur. D'autre part, les premiers segments du rein supérieur étaient relativement plus dévelop-

pés que leurs correspondants des individus adultes, ce qui nous prouve qu'ils commencent à s'atrophier avec l'âge, tandis que le rein inférieur se développe davantage.

Ce que le genre *Squatina* présente de remarquable, c'est une métamérisation tout à fait évidente et qu'on n'observe chez aucun autre des Elasmobranches. Les segments du rein sont régulièrement séparés à leur surface par les veines efférentes rénales et à la surface de celles-ci on trouve les masses lymphoïdes auxquelles aboutissent les canalicules néphrostomiques. Le nombre des segments du rein est voisin de celui des segments du corps. Je considère comme segments du corps le nombre de segments compris entre l'extrémité inférieure de la cavité abdominale jusqu'à la hauteur du plexus nerveux brachial, immédiatement au-dessus des artères axillaires. C'est aussi le niveau de l'insertion du diaphragme. Les autres segments jusqu'à la tête peuvent être considérés comme appartenant à la cavité péricardique. Je crois que Grynfelt (**1903**) a procédé de la même manière pour établir des chiffres comparatifs entre le nombre des segments du corps et celui des corps surrénaux. Les chiffres que j'ai trouvés coïncident à peu près avec les données de Grynfelt. On compte les segments d'après les vertèbres, d'après les segments musculaires et le nombre de nerfs spinaux. Il est difficile de bien préciser la limite supérieure. Par suite de légères différences de croissance, les vertèbres se trouvent à un niveau plus élevé que les segments musculaires et les nerfs correspondants. Puis ceux-ci ont une direction oblique en arrière. Un segment musculaire ou un nerf d'un côté peut être situé à un niveau plus élevé que son correspondant de l'autre côté. Il en est de même pour les artères axillaires. Chez les Raies, un bon nombre de vertèbres et de segments supérieurs sont confondus. En tous cas, l'erreur dans les chiffres que je donne, n'est jamais exagérée. Pour *Squatina*, j'ai établi 27 segments correspondant à la cavité abdominale, soit 27 segments du tronc. Le rein des Elasmobranches est composé primitivement d'un nombre de segments correspondant à celui des segments du corps.

Le désaccord que nous trouvons ultérieurement tient à deux causes : d'une part, à l'inégalité de croissance entre les segments du corps et le rein, et surtout d'autre part à l'inégalité de croissance entre les divers segments de celui-ci. Donc, les rapports primitifs seront modifiés avec l'âge, et ils le seront d'autant plus qu'il s'agira de types plus évolués. D'autre part, l'extrémité inférieure du rein peut descendre un peu au-dessous de la limite inférieure de la cavité du corps. Donc, chez l'animal ayant un certain développement, un segment du rein ne se trouve pas forcément à la hauteur du segment correspondant du corps. La segmentation du rein s'efface de plus en plus, en même temps que la disparition des restes d'organes segmentaires. Avec l'accroissement, plusieurs segments peuvent être réunis dans une masse commune. Ce qui nous reste comme dernier moyen précis pour distinguer les segments, c'est le nombre des canalicules collecteurs et encore ici faut-il apporter quelque prudence, parce que quelques-uns de ceux-ci, appartenant aux segments les plus inférieurs, peuvent se réunir.

Pour *Squatina*, j'ai trouvé chez le mâle 29 segments composant le rein et la glande de Leydig et chez la femelle 27 segments pour les deux parties du rein. Donc, nous avons des chiffres tout à fait voisins de ceux des segments du corps. Au fur et à mesure que nous nous adresserons à des types de plus en plus évolués, nous verrons que chez le mâle, nous trouverons toujours un nombre total de segments du rein et de la glande de Leydig qui coïncidera ou sera très voisin de celui des segments du corps. Mais chez la femelle le nombre des segments du rein sera de plus en plus réduit et la différence avec le nombre des segments du corps deviendra de plus en plus grande, parce qu'un nombre de plus en plus élevé de segments du rein supérieur s'atrophie.

Acanthias vulgaris, mâle adulte, de longueur totale 0,m.70. La glande de Leydig commence à la partie supérieure de la cavité du corps ; elle a une longueur totale de 13,cm.5, une largeur de 0,cm.7 et une épaisseur de 0,cm.15—0,cm.20 ; elle comprend 22 segments,

dont les 6 supérieurs forment l'épididyme proprement dit. Le rein a 8,cm.5 de longueur, 1 cm. de largeur et 0,cm.2—0,cm.5 d'épaisseur. Il se compose de 12 segments. Les canaux évacuateurs : spermiducte et uretère, se comportent de la même manière que chez *Squatina*.

Acanthias vulgaris, femelle adulte ; 0,m.98. Le rein s'étend de la partie la plus inférieure de la cavité du corps jusqu'un peu au-dessus du niveau de la glande nidamentaire, à 1,cm.5 au dessous des artères axillaires, niveau ou commence la glande de Leydig chez le mâle. Le rein supérieur a une longueur de 23 cm., une largeur de 0,cm.1—0,cm.7 et une épaisseur de 0,cm.1—0,cm.15. Le rein inférieur a une longueur de 11,cm.5, une largeur de 0,cm.8—1,cm.1 et une épaisseur de 0,cm.2—0,cm.9 ; il se compose de 12 segments. J'ai compté 38 vertèbres correspondant à la longueur de la cavité du corps, mais seulement 36 segments musculaires et 36 paires de nerfs.

Par rapport à ce que nous avons vu chez *Squatina*, le rein d'*Acanthias* présente ceci de particulier : il est plus étroit, mais relativement plus épais surtout dans la partie inférieure. La segmentation dans le rein proprement dit est plus effacée ; enfin, dans la partie inférieure, les reins des deux côtés sont réunis sur la ligne médiane par leurs côtés internes.

Galeus canis, mâle adulte ; 1,m.50. La longueur de la cavité du corps est de 41,cm.5 et correspondant à celle-ci on trouve 32 segments musculaires et 32 paires de nerfs dorsaux, mais seulement 30 vertèbres. La glande de Leydig commence au niveau des artères axillaires ; elle a une longueur de 25 cm., une largeur de 0,cm.9—1,cm.5 et une épaisseur de 0,cm.3—0,cm.6 ; elle se compose de 21 segments dont 5 pour l'épididyme. De la base de chacun des segments de la glande de Leydig sort un canalicule collecteur, qui après un court trajet en bas et vers l'intérieur, rencontre le spermiducte situé à la surface de la glande, de son côté interne et décrivant de nombreuses circonvolutions. Le diamètre du spermiducte s'accroît graduellement. Il est de 0,cm.2 à la limite du rein ; arrivé ici, il

continue à se dilater, il atteint déjà 0,cm.4 de diamètre, se dirige du côté externe de la partie supérieure du rein, où il remonte un peu, pour revenir du côté interne et se diriger après en bas, en ligne droite sous la forme d'un renflement fusiforme (vésicule séminale) jusqu'à la partie inférieure de la cavité générale. La vésicule séminale est située à la surface du rein, du côté interne de celui-ci : son diamètre est de 0,cm.9—1,cm.2. Le rein a une longueur de 16 cm., une largeur de 1,cm.4—2,cm.3 et une épaisseur de 0,cm.6—1,cm.4 ; il se compose de 11 segments. Dans les deux tiers inférieurs de leur longueur, les reins des deux côtés sont réunis par leurs bords internes de la face ventrale. Ils entourent le sinus veineux et sont séparés vers la face dorsale par le corps interrénal très développé. Les canalicules collecteurs du rein se comportent de la manière suivante : les trois premiers se réunissent en un canal longitudinal qui descend en bas du côté interne et dorsal du spermiducte; il est dilaté sur toute sa longueur, présente un diamètre de 0,cm.3—0,cm.6 et joue le rôle d'une vessie urinaire. Les autres canalicules collecteurs inférieurs sont longs et étroits, descendent à la surface du rein jusqu'à la partie inférieure de celui-ci, où ils se déversent à la base de la vessie urinaire : le quatrième directement, les autres par l'intermédiaire d'un court tronc commun. La vessie urinaire et le spermiducte s'ouvrent par un orifice commun dans la base d'un réservoir en forme de sac allongé (utérus masculin), situé à la face ventrale de la vésicule séminale et dont la base se continue dans le penis (voir pl. XVI, fig. 3).

Galeus canis, femelle adulte, 1,m.50. (V. pl. XVI, fig. 4). Le rein commence au niveau de la partie supérieure de la glande nidamentaire, à 5cm. au-dessous des artères axillaires. Il mesure 36cm. de longueur dont 22 pour la partie supérieure et 14 pour la partie inférieure. Le rein inférieur est composé de 9 segments ; il a une largeur de 1,cm.3—1,cm.9 et une épaisseur de 0,cm.4—1,cm.2. Partant de la limite de celui-ci, le rein supérieur diminue graduellement ; il a une largeur de 1,cm.2—0,cm.5 et une épaisseur de

0,cm.25—0,cm.1 ; il se compose de 15 segments. A la partie supérieure, le rein se continue avec un cordon fibreux peu développé dans lequel on trouve des canalicules rudimentaires ; ce cordon est à coup sûr du rein atrophié.

Chez une femelle jeune de la même espèce ayant 0,m.30 de longueur, j'ai compté de chaque côté 29 segments du rein, chez une autre 29 du côté gauche et 28 du côté droit. Chez des mâles de la même taille, j'ai compté 31 ou 32 segments du rein.

Par comparaison avec le mâle, on constate que le rein inférieur de la femelle est composé d'un nombre plus réduit de segments ; en outre il est moins volumineux. Ce fait est très explicable, parce que chez la femelle le rein supérieur persiste comme tel, dans sa plus grande partie, durant toute la vie. Les canalicules collecteurs des segments du rein supérieur s'ouvrent dans le canal de Wolff après un trajet bien moins court que leurs correspondants des segments de la glande de Leydig chez le mâle. Le canal de Wolff descend en ligne droite du côté interne du rein et présente sa partie terminale dilatée en vessie urinaire. Les vessies des deux côtés sont réunies par leurs bases et se continuent dans un sinus urinaire commun, long de 3cm., qui se termine à la papille urinaire. Les canalicules collecteurs du rein inférieur sont plus longs. Les trois premiers se réunissent dans un canal commun : uretère, qui est légèrement renflé à sa partie terminale où il reçoit un court canal provenant de la réunion des parties terminales des canalicules collecteurs des 6 segments inférieurs. L'uretère se termine à la partie supérieure du sinus urinaire.

Mustelus vulgaris, mâle adulte de longueur totale 0,m75. Présente la même conformation que *Galeus*. La glande de Leydig se compose de 19 segments, le rein proprement dit de 12 segments.

Mustelus vulgaris, femelle adulte ; 1,m.02. On distingue 29 segments du corps. Le rein commence à 4 cm. en bas du niveau de la tête du corps axillaire. Il a une longueur de 26,cm.5 dont 16 pour la partie supérieure composée de seize segments et 10,cm.5 pour la

partie inférieure composée de dix segments. Le rein inférieur a une largeur de 1 cm. —1,cm.5 et une épaisseur de 0,cm.5 —0,cm. 8. Les six premiers segments du rein supérieur sont très peu développés; le rein se présente à ce niveau comme un cordon ayant une largeur de 0,cm.2 et une épaisseur maximum de 0,cm.1. Dans les dix autres segments vers le rein inférieur, la largeur atteint 0,cm.3—0,cm.8 et l'épaisseur 0,cm.1—0,cm.3.

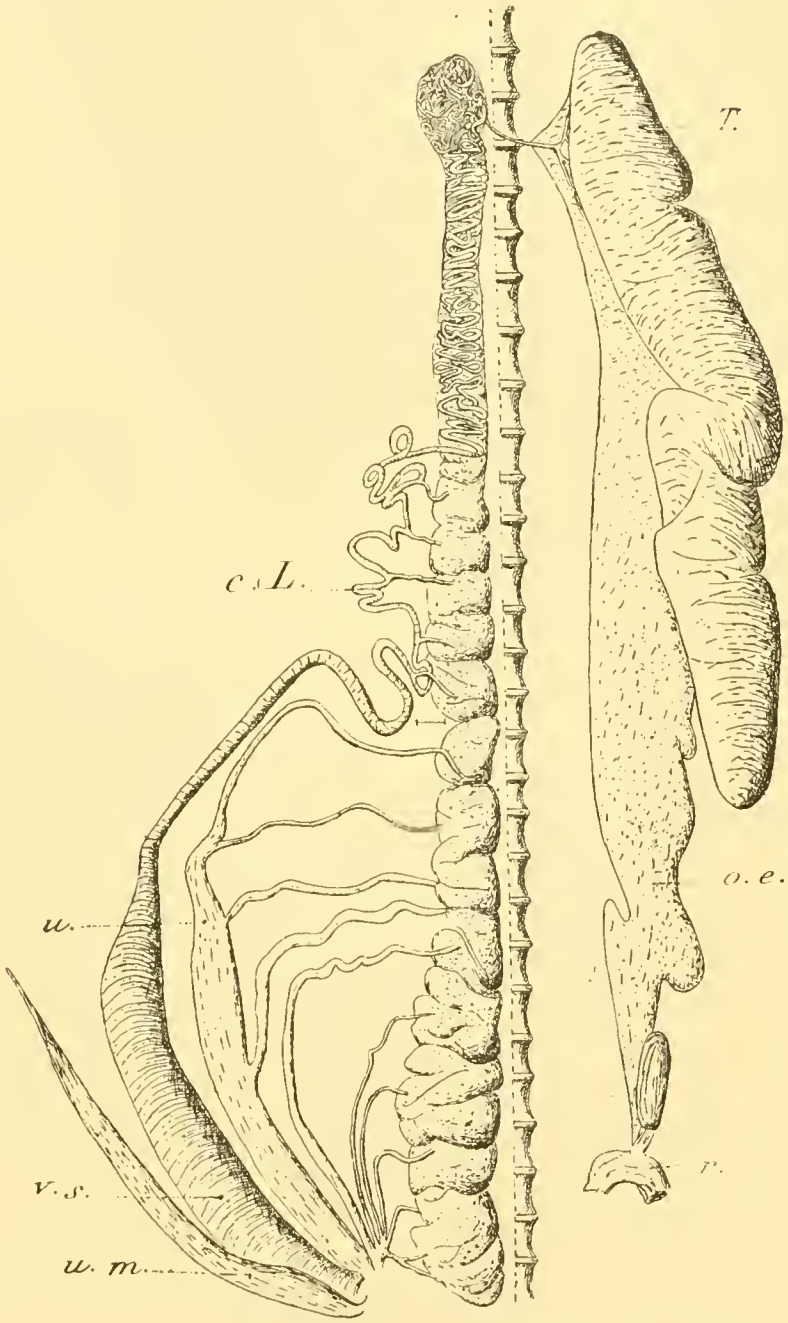
Les canalicules collecteurs des segments du rein inférieur se réunissent en deux uretères : l'un correspondant aux cinq premiers segments, l'autre aux cinq derniers. Ces deux uretères s'ouvrent distinctement dans le sinus urinaire, immédiatement au-dessous de l'ouverture de la partie terminale du canal de Wolff, renflée en vessie urinaire. Le sinus urinaire a une longueur de 4 cm. et se termine à la papille urinaire. Pour mieux préciser la situation de ce sinus je donne la description du cloaque. On distingue dans la partie supérieure de celui-ci deux compartiments : a) un compartiment ventral qui est la partie terminale de l'intestin, b) un compartiment dorsal séparé du précédent par une membrane. Ce dernier compartiment représente la partie commune des deux oviductes. On voit sur sa paroi dorsale un repli, qui est le prolongement de la paroi de séparation entre les orifices des oviductes. C'est à la partie inférieure de ce repli que se trouve la papille urinaire, tandis que le sinus urinaire se trouve derrière lui, adossé ainsi à la paroi dorsale du cloaque et on peut le considérer comme une troisième loge de celui-ci.

Carcharias glaucus femelle adulte : 2,m10. Le rein supérieur a une longueur de 35 cm., une largeur de 0,cm.1—1 cm. et une épaisseur de 0,cm.1—0,cm.5 ; il se compose de trente trois segments. Le rein inférieur a une longueur de 25 cm., une largeur de 1,cm.7—3,cm.7 et une épaisseur de 0,cm.8—2,cm.4; il se compose de dix-sept segments.

Les canalicules collecteurs du rein inférieur, après un trajet assez long se réunissent en trois canaux : le premier réunissant ceux des quatre premiers segments, descend à côté du canal de Wolff et se

termine sur le côté latéral du renflement terminal de celui-ci ou vessie urinaire; les deux autres canaux, provenant de la réunion des autres canalicules collecteurs s'ouvrent, à la base de la vessie urinaire.

Scyllium canicula, mâle adulte, 0,m.60. On distingue 29 segments du corps. La glande de Leydig commence à l'extrémité supérieure de la cavité du corps, elle a une longueur de 8,cm.5, une largeur de 0,cm.6—0,cm.9 et une épaisseur de 0,cm.2—0,cm.6. Elle se compose de 17 segments. Le rein a une longueur de 7.cm.5. une largeur de 0,cm.8—1,cm.4 et une épaisseur de 0,cm.3—0,cm.6 ; il se compose de 11 segments, qu'on ne peut distinguer que par le nombre des canalicules collecteurs. La surface de la



IG. 73. — *Scyllium canicula* ♂ adulte. Les organes génito-urinaires du côté droit; (4/5). Le testicule est déplacé du côté droit dans la figure et vu de profil. Les différents conduits ont été relevés de la face ventrale du rein et rejetés de côté.

glande de Leydig est presque complètement recouverte par les circonvolutions du spermiducte (fig.73).

La surface du rein est complètement recouverte par les vésicules séminales et les vessies urinaires(fig. 74). A la surface des vésicules séminales on observe les réservoirs séminaux (utérus masculins) sous la forme de deux sacs allongés, ayant une longueur de 5,cm.5 et une largeur de 0,cm.5 vers leur partie terminale. En éloignant par dissection ces différentes parties, on constate que la vessie urinaire, qui est l'uretère proprement dit dilaté, reçoit dans sa partie supérieure les quatre premiers canalicules collecteurs du rein, tandis que les sept autres s'ouvrent dans sa partie terminale. Cette vessie urinaire s'ouvre à côté de la vésicule séminale par un orifice qui leur est commun à la base du sac séminal (u. m.) ; la cavité de celui-ci se continue dans le pénis. La vésicule séminale dans sa partie la plus large a 0,cm.9 de diamètre, la vessie urinaire 0,cm.6.

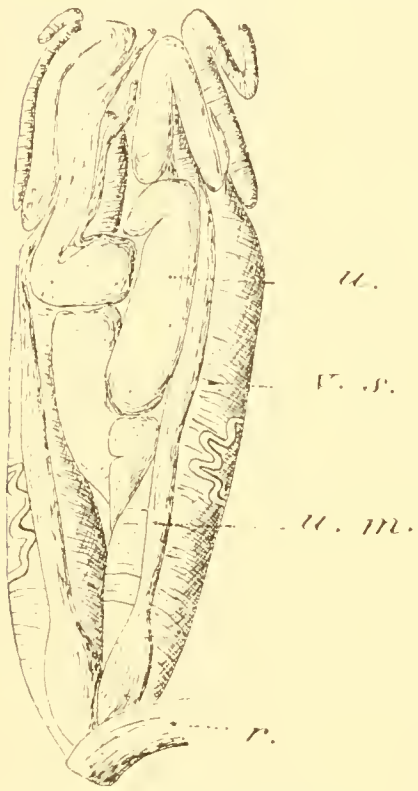


Fig. 74. — *Scyllium canicula*, ♂ adulte. Aspect des conduits génito-urinaires, dans leur partie inférieure, à la face ventrale des reins, après l'écartement du péritoine.

Scyllium canicula, femelle adulte, 0,m.60 ; (fig. 75). Le rein commence à 7 cm. en bas de l'extrémité supérieure de la cavité du corps, à 1,cm.5 au-dessous du niveau de la glande nidamentaire. Il a une longueur totale de 10,cm.7 dont 3,cm.7 pour le rein supérieur et 7 cm. pour le rein inférieur. Le rein supérieur se compose de 6-7 segments parmi lesquels les 3 ou 4 premiers sont très réduits. La largeur de cette partie du rein est de 0,cm.2—0,cm.4 et l'épaisseur est de 0,cm.1. Chez les individus jeunes, le nombre de ces segments rudimentaires est plus grand. Le rein inférieur comprend

11 segments de la même manière que le rein du mâle, mais il est moins large et un peu moins épais que celui-ci. Il a 0,cm.4—1,cm.1 de largeur et 0,cm.5 d'épaisseur. La vessie urinaire a 4,cm.5 de longueur et 0,cm.5 de largeur; c'est la partie terminale du canal de Wolff. Celui-ci se continue vers le haut sous la forme d'un canal étroit et reçoit les courts canalicules collecteurs des segments du rein supérieur. Les deux vessies urinaires se continuent avec le sinus urinaire; à la partie supérieure de celui-ci, se déversent les canalicules collecteurs du rein inférieur. Ils ont un trajet beaucoup plus long que ceux du rein supérieur, mais ils sont plus courts et plus étroits que ceux du mâle.

Scyllium catulus, mâle, 0,m.80, non adulte. Le rein inférieur a

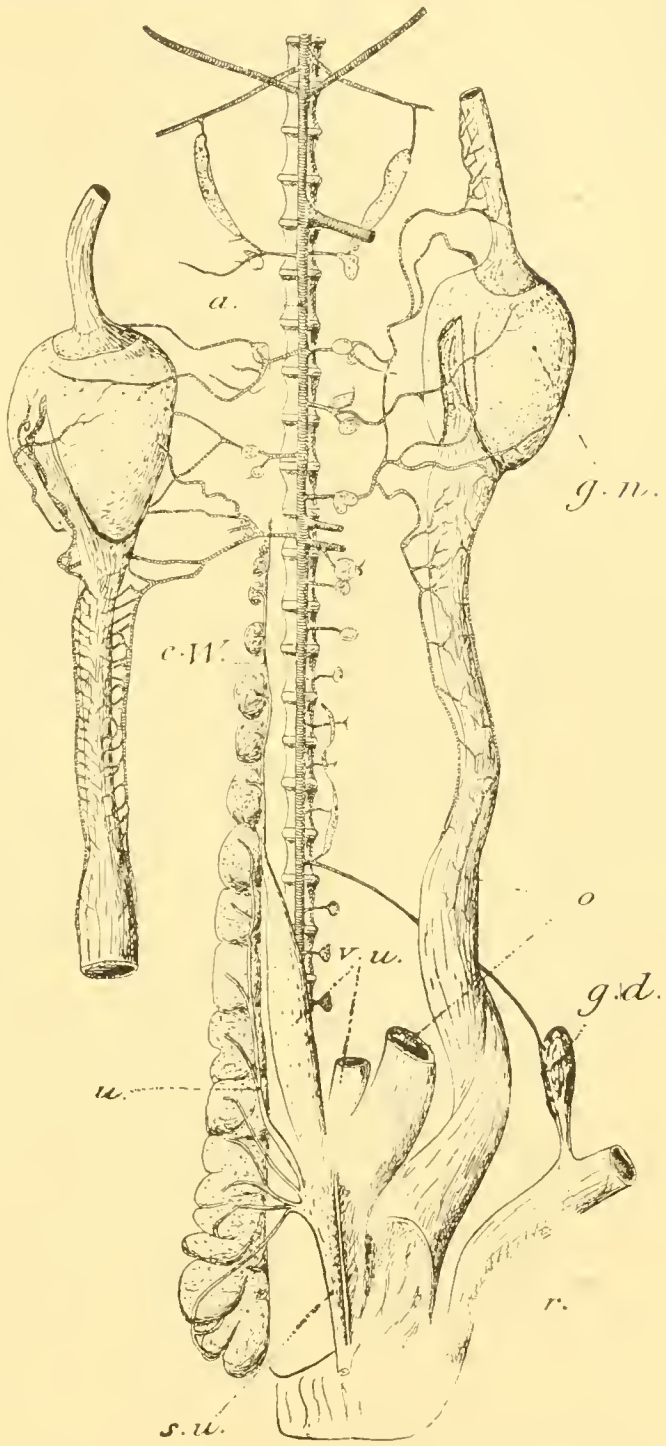


Fig. 75. — *Scyllium canicula* ♀ adulte. Préparation montrant le rein droit et ses conduits, les oviductes, les corps surrénaux, l'aorte et la vascularisation des glandes nidamentaires. Le pavillon des oviductes et la partie initiale des trompes ont été éliminés de la préparation. L'oviducte droit est vu par la face ventrale, mais la moitié inférieure de l'utérus est détachée et rejetée de l'autre côté. L'oviducte gauche est retourné et vu par sa face dorsale; (4/5).

11,cm.5 de longueur, 1cm. de largeur et 1cm. d'épaisseur ; le rein supérieur a 13 cm. de longueur, 0.cm.3 de largeur et 0.cm.1 – 0,cm.3 d'épaisseur. Chez un mâle adulte mesurant 1m.02, la glande de Leydig avait 14,cm.5 de longueur et le rein 13 cm. L'uretère est renflé en vessie urinaire et reçoit 7 canalicules collecteurs dans son trajet et 5 à la base. Chez une femelle adulte mesurant 1 m. le rein commençait à 14 cm. en bas de l'extrémité supérieure de la cavité du corps, niveau où commence la glande de Leydig, chez le mâle. Le rein a 16 cm. de longueur totale : 5 pour le rein supérieur composé de 6 segments et 11 pour le rein inférieur composé de 12 segments.

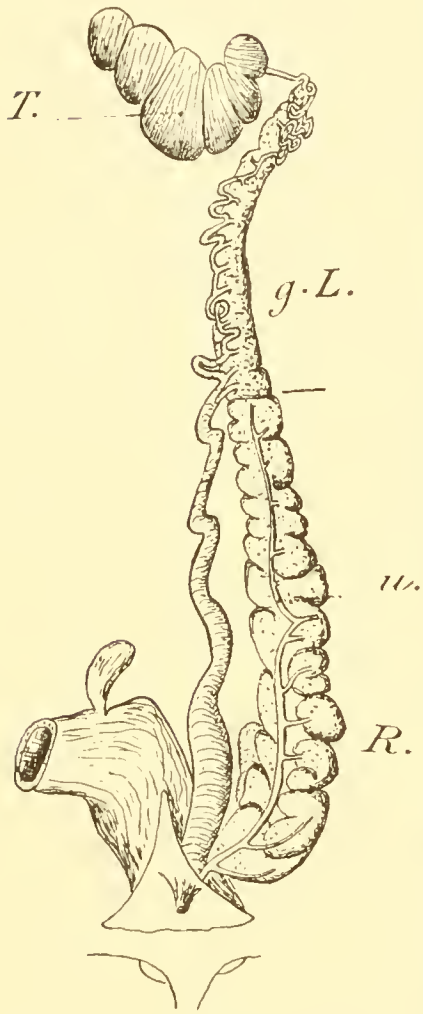


Fig. 76. — *Torpedo marmorata* ♂, adulte. Les organes génito-urinaires du côté gauche.

Chez un exemplaire de *Pristiurus melanostomus* femelle, j'ai constaté une conformation du rein et de ses conduits semblable à celle qu'on observe chez *Scyllium canicula*.

Torpedo marmorata 0,m.28, mâle adulte. On distingue 24 segments du corps. La glande de Leydig a 3,cm.5 de longueur, 0.cm.4— 0.cm.5 de largeur et 0,cm.1— 0.cm.2 d'épaisseur ; elle se compose de 12 segments. Le testicule communique par l'intermédiaire d'un seul vaisseau efférent avec le spermiducte. Celui-ci recouvre par ses circonvolutions la glande de Leydig, et, arrivé au niveau du rein, devient de plus en plus large et descend à peu près en ligne droite. Le rein a 4.cm.8 de longueur, 0.cm.5— 0,cm.9 de largeur et comprend 13 segments. Les canalicules collecteurs de celui-ci se déversent dans un uretère longitudinal qui est séparé du spermiducte sur toute sa longueur. Mais les deux

canaux s'ouvrent par un orifice commun à la base du pénis (fig. 76).

Torpedo marmorata 0,m.40, femelle non adulte. Ce n'est que le rein inférieur qui est bien représenté (fig. 77). Il a 7,cm.3 de longueur, 0,cm.4—1,cm.4 de largeur et comprend 13 segments, dont les canalicules collecteurs s'ouvrent dans un uretère situé du côté interne du rein et qui se termine à la papille urinaire.

Le rein supérieur s'étend depuis la limite du rein inférieur jusqu'au niveau de l'ovaire, mais il est à l'état rudimentaire. C'est un cordon ayant une largeur et une épaisseur de 0,cm.1 au maximum. Ce cordon est composé de tissu conjonctif entourant un canal longitudinal qui reçoit de place en place des canalicules entortillés. Le canal longitudinal est le canal de Wolff qui se continue en bas jusqu'à la papille urinaire; il descend à côté de l'uretère et on constate qu'il est plus étroit que celui-ci et que sa partie terminale n'est pas renflée en vessie urinaire.

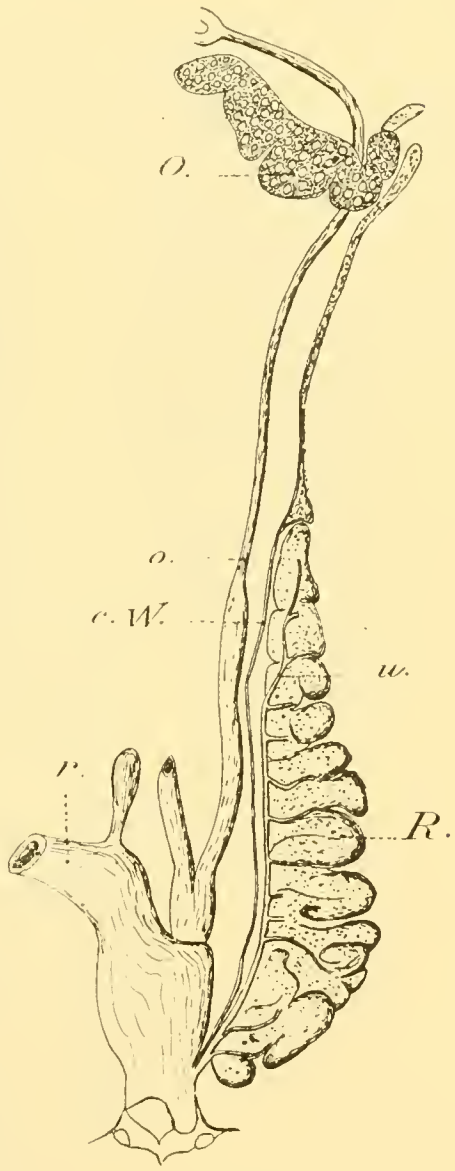


Fig. 77. — *Torpedo marmorata* ♀, non adulte. Les organes génito-urinaires du côté gauche.

Raia clavata, mâle adulte, 0,m.85. La glande de Leydig a une longueur de 8,cm.5 et une largeur de 1,cm.5; elle a une couleur blanchâtre ou blanc rosâtre de même que le testicule et se présente comme une masse unique composée d'une énorme quantité de canaicules qui se déversent dans le spermiducte (canal de Leydig), par l'intermédiaire de plusieurs canalicules collecteurs. Le spermiducte décrit de nombreuses circonvolutions qui pénètrent dans la masse

même de la glande (fig. 78). Il était impossible de distinguer le nombre de segments qui composent la glande de Leydig. On peut les compter en s'adressant aux embryons ou aux animaux jeunes; on constate alors 29 à 33 segments. Le rein a une couleur rouge brunâtre, il s'étend entre la glande de Leydig et l'extrémité inférieure de la cavité du corps. Il a une longueur de 9,cm.5, une largeur de 0,cm.5—2 cm. et se compose de 11 segments ; son contour est lobé, mais, il n'y a rien de régulier dans l'arrangement de ces lobes. On arrive quelquefois à séparer facilement un certain nombre de segments. Ils présentent d'habitude deux grands lobes distincts jusque vers leur base commune d'où sort le canalicule collecteur. Mais généralement les différents segments du rein sont intimement réunis et d'habitude cette réunion est plus intime entre les lobes appartenant à deux segments voisins, qu'elle ne l'est pas entre les lobes d'un même segment. Du testicule part un seul vaisseau efférent qui est en continuité directe avec le premier canalicule de la glande de Leydig, lequel

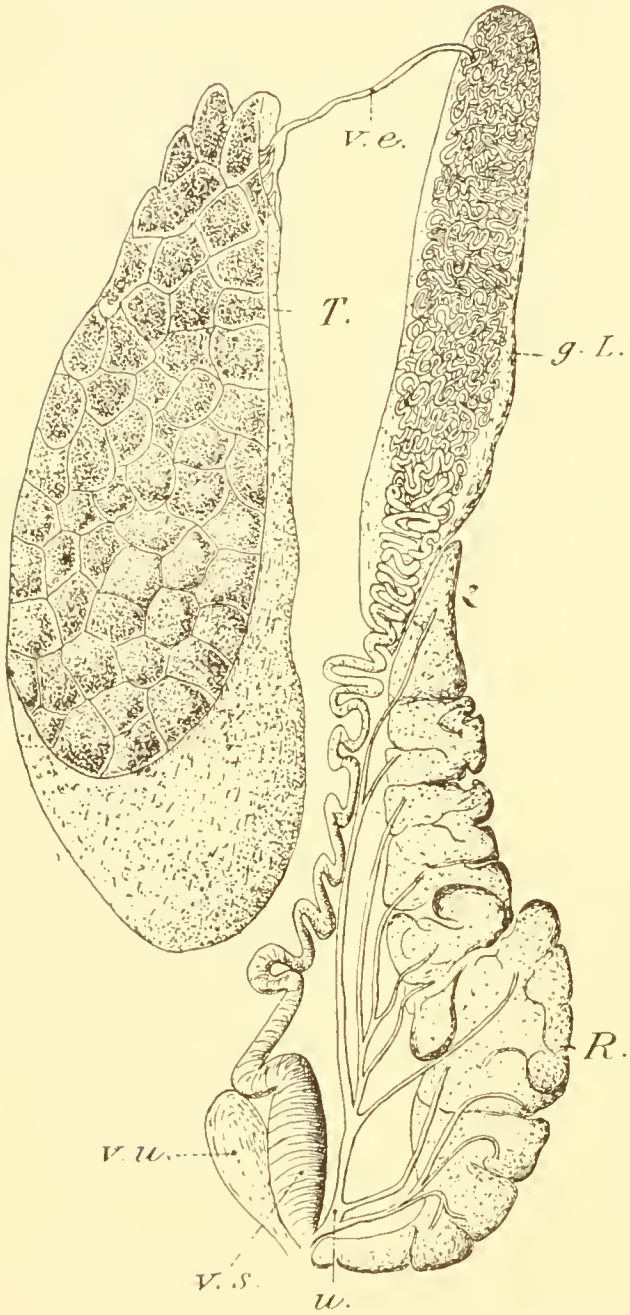


Fig. 78. — *Raia clavata* ♂, 0,m.85. Les organes genito-urinaires du côté gauche (4/5).

à son tour, se continue directement avec le spermiducte. Celui-ci, arrivé à la surface du rein, décrit encore quelques circonvolutions, descend du côté interne de celui-ci et se termine par la vésicule séminale qui a, chez l'exemplaire dont nous parlons, une longueur de 2,cm.5 et un diamètre de 0,cm.7. A la surface de la vésicule séminale on trouve un sac renflé dont la paroi est mince. Ce sac (utérus masculin) remplit, chez les Raies mâles, le rôle de vessie urinaire.

Les canalicules collecteurs des segments du rein sont tous étroits et allongés ; il se réunissent successivement, de sorte que finalement on trouve un tout petit tronc commun qui se termine à la base du pénis, par un orifice commun aussi à la vésicule séminale et à la vessie urinaire.

Raia clavata, mâle jeune de longueur totale 0,m.39. Le rein a une longueur de 3,cm.7, une largeur de 0,cm.3—0,cm.8. La glande de Leydig a la forme d'un cordon étroit, ayant 3,cm.2 de longueur et 0,cm,1 de largeur. Elle se compose de pelotons de canalicules très peu développés qui se déversent dans le canal de Leydig. La glande de Leydig est donc maintenant peu développée, mais elle est distincte tout de même du rein.

Dans le groupe des Raies, le rein supérieur s'atrophie presque complètement chez la femelle. Il ne persiste que deux ou trois segments de celui-ci, et encore pas toujours. Ces segments forment la même masse avec le rein inférieur. La distinction consiste seulement dans le fait que les canalicules collecteurs de ces deux ou trois segments supérieurs s'ouvrent dans le canal de Wolff. Celui-ci n'est représenté que par sa partie inférieure, le reste est atrophié. Les canalicules collecteurs du rein inférieur arrivent à être aussi développés que lui. Par suite du grand développement que prend le cloaque, les deux reins sont très éloignés l'un de l'autre chez la femelle ; le sinus urinaire est déplacé en haut, de sorte que les canalicules collecteurs des segments inférieurs du rein remontent vers l'intérieur pour s'ouvrir dans le sinus urinaire, immédiatement au-

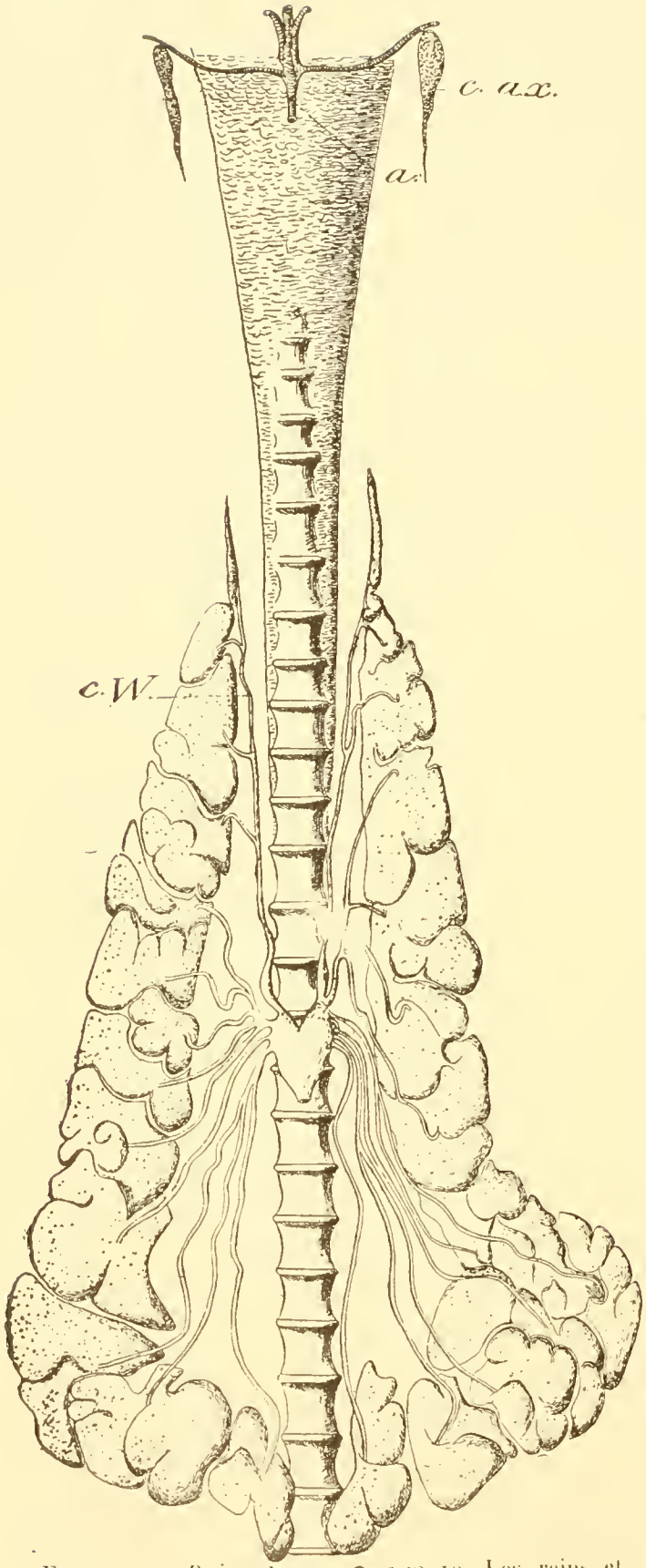


Fig. 79. — *Raia clavata* ♀ 1,m.10. Les reins et leurs conduits (2/3).

dessous des ouvertures des parties terminales des canaux de Wolff, renflées en vessies urinaires.

Raia clavata, femelle adulte 1,m.10. Le rein a une longueur de 15cm. et il commence à 9cm. en bas de l'extrémité supérieure de la cavité du corps. Aussi bien à droite qu'à gauche, il se compose de 12 segments bien développés; mais par la manière dont se comportent les canalicules collecteurs, on distingue à gauche deux segments appartenant au rein supérieur et dix au rein inférieur, tandis qu'à droite on trouve trois segments pour le rein supérieur et neuf pour le rein inférieur (fig. 79). A droite et à gauche tous ces segments forment une masse unique qui correspond en longueur à 18 segments du corps.

A la partie supérieure du rein on poursuit encore le canal de Wolff dans un cordon formé de tissu conjonctif et de canalicules peu développés et qui est un vestige de rein rudimentaire ; ce vestige est très réduit maintenant, mais chez l'animal jeune, il est développé jusqu'à la partie supérieure de la cavité du corps ; il disparaît graduellement avec l'âge. Donc, le rein reste composé d'un nombre plus réduit de segments mais ceux-ci se développent davantage.

Raia clavata, femelle non adulte, 0,m.76. Le rein droit se compose de 13 segments, dont deux appartiennent au rein supérieur, le rein gauche est composé de 12 segments dont un seul pour le rein supérieur.

Le type qui, au point de vue de la disposition du système génito-urinaire, se présente comme le plus évolué, c'est *Raia naevus*. Le rein supérieur est complètement atrophié chez la femelle et le rein inférieur est le seul représenté, ayant absolument l'aspect du rein des Vertébrés supérieurs.

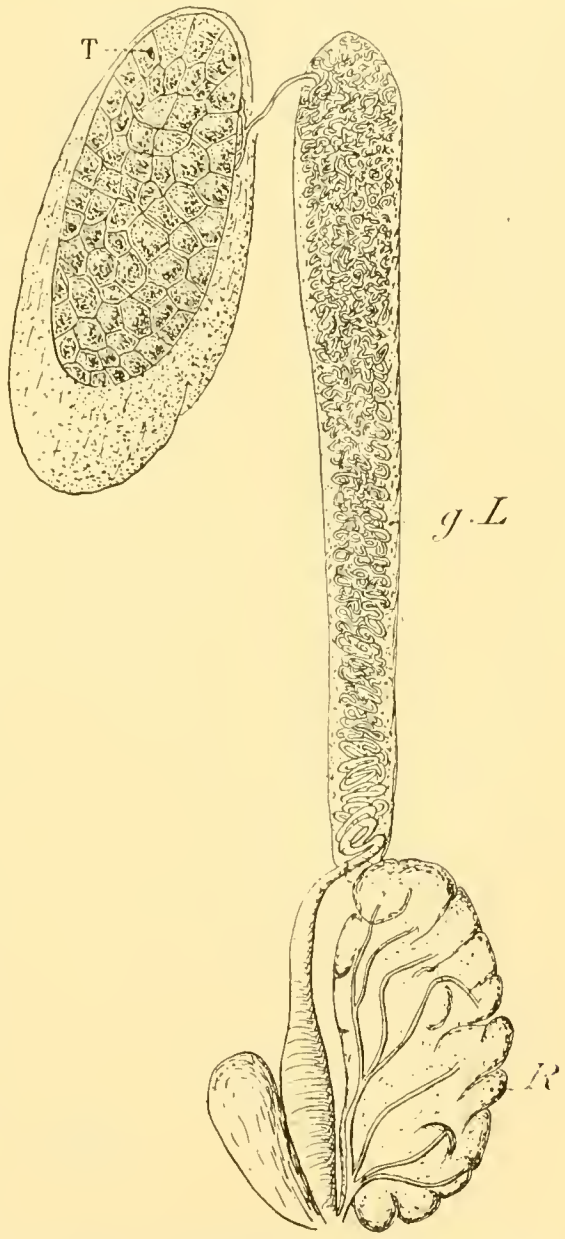


Fig. 80. — *Raia naevus* ♂, 0,m.64. Les organes génito-urinaires du côté gauche.

Raia naevus, mâle adulte, 0,m.64 (fig. 80). La glande de Leydig, ayant une couleur blanchâtre, a 8cm. de longueur et 0,cm.5—1,cm. de largeur ; sa partie supérieure est plus développée que celle voisine de la limite du rein. Le testicule communique avec le spermi-

ducte par l'intermédiaire d'un seul vaisseau efférent. De la même manière que chez *Raia clavata*, le spermiducte décrit de nombreuses circonvolutions à la surface de la glande de Leydig et, arrivé au niveau du rein, descend en ligne droite du côté interne de celui-ci et se renfle en vésicule séminale; celle-ci a 2cm. de longueur et 0,cm.7 de largeur. Le rein a une couleur rouge brunâtre, il est situé à la partie inférieure de la cavité du corps; il a 3.cm.7 de longueur et 2cm. de largeur et comprend 7 segments; il est donc plus court, mais plus large et plus épais que la glande de Leydig. Les canalicules collecteurs du rein se réunissent successivement et s'ouvrent par un court tronc commun à la base du pénis à côté de l'ouverture du spermiducte et de la vessie urinaire.

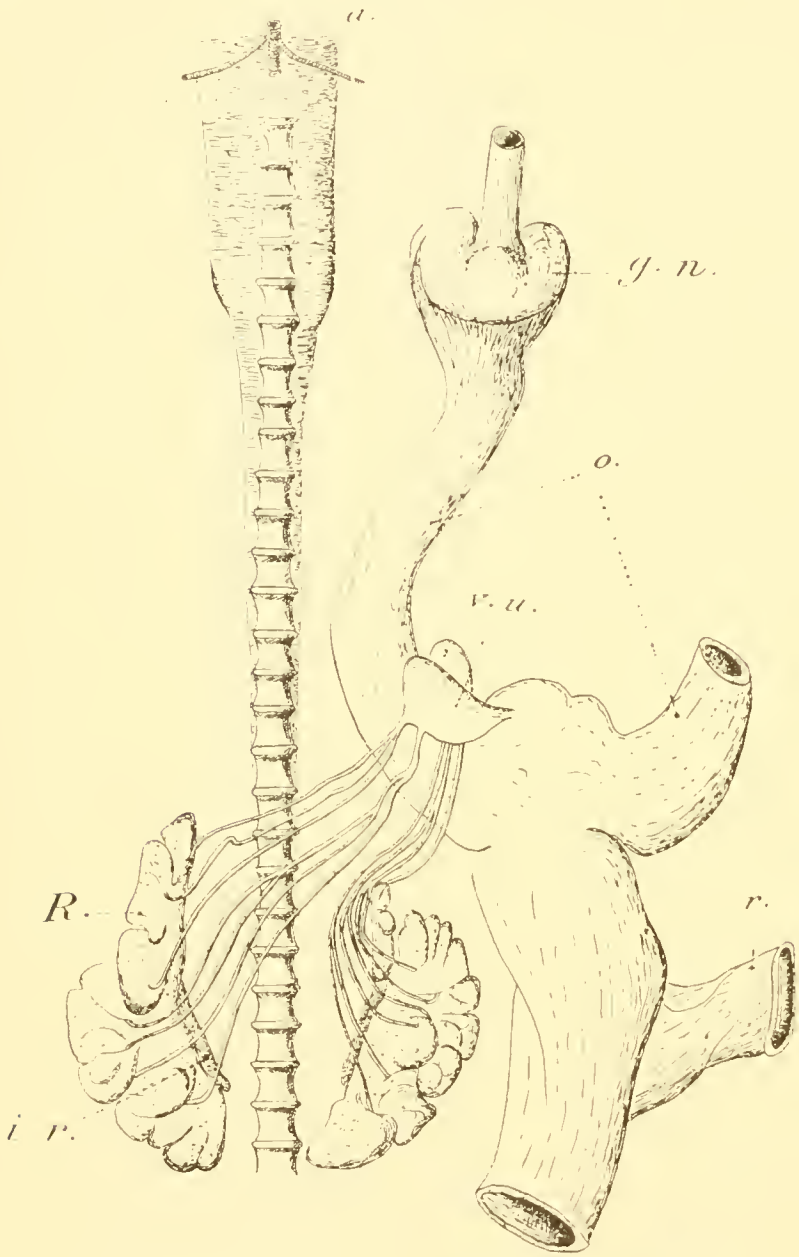


Fig. 81. — *Raia naevus* ♀, o,m.64. Préparation montrant les reins et leurs conduits. On constate en outre l'oviducte gauche sur presque toute sa longueur et la partie terminale de l'oviducte droit. Le cloaque a été retourné et rejeté de côté (4/5).

Raia naevus, femelle adulte, 0,m.64. On distingue 34 segments du corps. Le rein se trouve à l'extrémité inférieure de la cavité du corps; il a 4,cm.2 de longueur, 0,cm.5 – 1,cm,5 de largeur et se compose de 7 segments qui correspondent en longueur à 9 segments du corps. Les canalicules collecteurs, distincts, se dirigent en haut et vers l'intérieur et s'ouvrent à la base de la vessie urinaire, le seul vestige du canal de Wolff (fig. 81).

Chez les autres espèces de Raies on trouve la même disposition du système uro-génital que chez *Raia clavata* ou *Raia naevus*. Il y a des variations individuelles en ce qui concerne le nombre des segments et surtout celui des segments du rein supérieur. Chez les femelles jeunes, le rein est représenté à l'état rudimentaire jusqu'à la partie supérieure de la cavité du corps, par des petits pelotons de canalicules privés de corpuscules de Malpighi : mais cette partie rudimentaire s'atrophie avec l'âge.

Raia asterias, mâle adulte, 1,m.02. La glande de Leydig a une longueur de 9,cm.5, une largeur de 1cm.—1.cm.7 ; j'ai pu distinguer environ 24 segments. Le rein a une longueur de 11cm., une largeur de 1cm.—2,cm.5 et se compose de 13 segments.

Raia macrorhynchus, femelle adulte, 1,m.50. Seulement le rein inférieur est développé et se compose de 12 segments ; ses canalicules collecteurs se déversent à la base de la vessie urinaire. L'extrémité supérieure de celle-ci se continue vers le haut avec un court canal de Wolff entouré de rudiments d'un rein supérieur. Le rein gauche a la même longueur que le rein droit, mais il est plus large que celui-ci. Dans la partie inférieure, le rein gauche est plus ramassé et plus épais qae le rein droit ; au contraire, il est plus mince vers la partie supérieure. Dans chaque segment du rein on distingue deux lobes séparés entre eux sur une grande étendue ; au contraire, entre les lobes de deux segments voisins on constate une réunion plus intime.

Raia macrorhynchus, femelle jeune : 0,m.35. Le rein inférieur bien développé se compose de 12 segments. Le rein supérieur est repré-

senté jusqu'à la partie supérieure de la cavité du corps par un cordon moniliforme, dont les renflements au nombre de 30 ont une largeur de 0.cm.05. Par dissociation j'ai constaté que le cordon est formé par le canal de Wolff qui reçoit de place en place des pelotons de canalicules peu développés, non différenciés en zones et dépourvus de corpuscules de Malpighi.

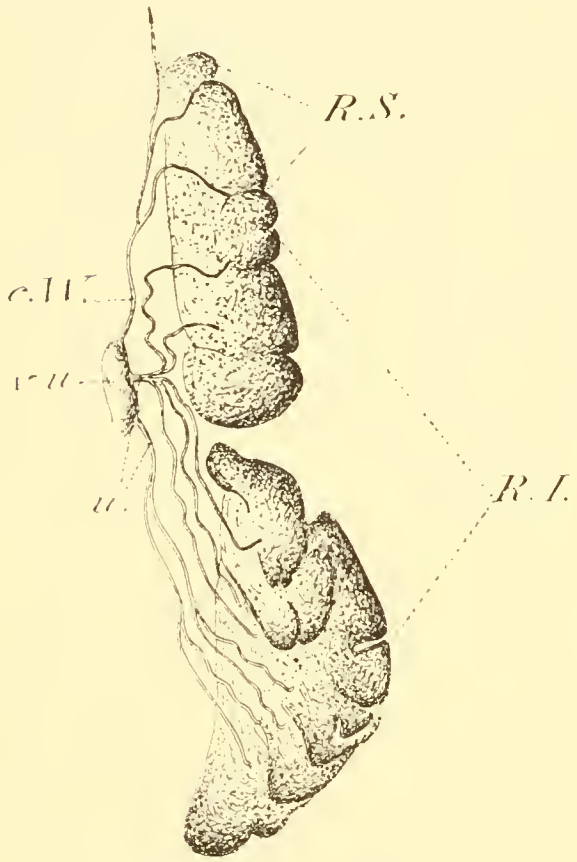


Fig. 82. — *Raia mosaïca* ♀, 0,m.90. Le rein gauche et ses conduits (2/3).

Raia microcellata, femelle adulte; 0.m.76. Le rein supérieur est complètement atrophié. Le rein inférieur a 9,cm.5 de longueur et se compose de 13 segments.

Pour montrer de plus près des différences individuelles, je donne des observations sur trois exemplaires de *Raia mosaïca*, femelles adultes ayant toutes 0,m.90 de longueur. Chez un exemplaire, le rein gauche long de 11,cm.7 se compose de 11 segments, parmi lesquels 2 appartiennent au rein supérieur. Ce rein est relativement court et épais; il est en outre divisé en deux parties qui n'ont rien de commun avec ce que morphologiquement on distingue comme rein supérieur et rein inférieur (fig. 82). Le même rein, chez les deux autres exemplaires, a 13,cm.1 de longueur, mais il est plus étroit surtout dans sa partie supérieure et il n'est qu'incomplètement divisé en deux parties; il se compose de 14 segments, dont 4 appartiennent au rein supérieur; celui-ci se continue encore vers le haut par un cordon mince ayant 1cm. de longueur et qui nous représente le rein rudimentaire en régression qui n'existait pas chez l'exemplaire précédent. Le rein droit n'était nullement interrompu en deux

parties ; dans un de ces exemplaires il se composait de 11 segments dont 2 appartenant au rein supérieur, chez un autre de 13 dont 4 appartenant au rein supérieur, chez le dernier de 13 aussi dont 2 seulement appartenant au rein supérieur. Nous voyons donc, qu'on ne peut pas attacher une grande importance pour la division du rein de la femelle en rein supérieur et rein inférieur. Il résulte de ces diverses observations que le rein se montre finalement composé d'un nombre réduit de segments qui se développent énormément ; les variations individuelles constatées sont dues à des conditions particulières de rapports avec les organes voisins. Ainsi, chez le premier de ces trois exemplaires de *Raia mosaïca*, la courbure de l'estomac était plus prononcée et l'estomac empiétait davantage sur le rein gauche que chez les autres exemplaires.

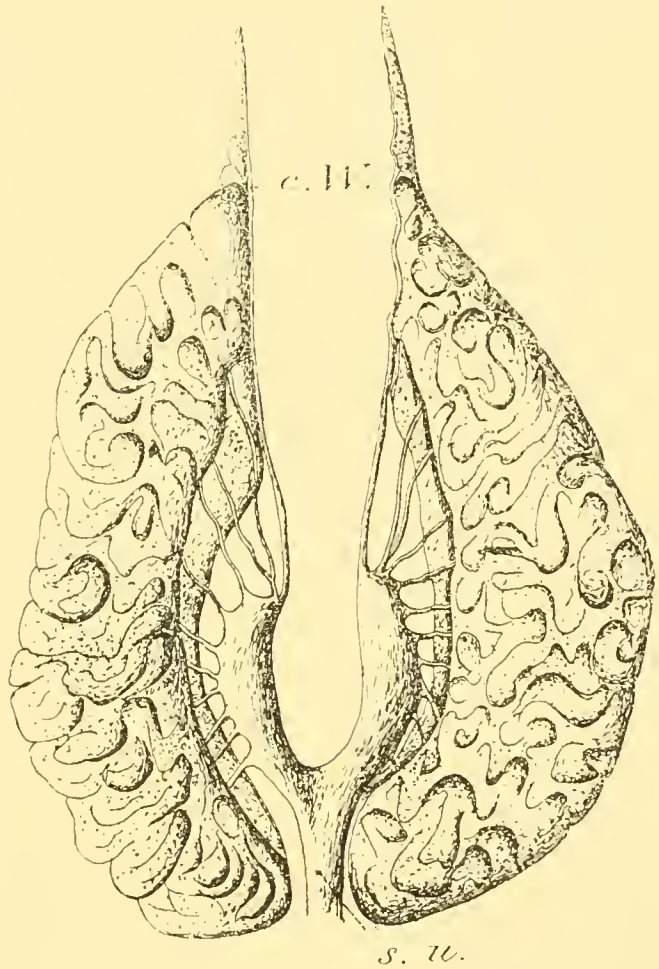


Fig. 83. — *Trygon pastinaca* ♀, om.97. Les reins et leurs conduits (3/4).

Trygon pastinaca, femelle adulte, 0,m.97 (fig. 83). Correspondant au tronc qui a une longueur de 25,cm. on distingue 44 segments ; l'extrémité supérieure du rein correspond au 25e segment. Le rein supérieur est très réduit, il a une longueur de 2,cm.5 et une épaisseur de de 0,cm.2. Le rein inférieur a 12cm. de longueur, 3cm. de largeur et 1cm. d'épaisseur : il se compose de 11 segments. Le

canal de Wolff a sa partie terminale renflée en vessie urinaire ; les deux vessies se réunissent à la partie inférieure dans un sinus commun. Les canalicules collecteurs du rein s'ouvrent sur le côté latéral de chaque vessie. La forme des vessies urinaires chez *Trygon*, rappelle la forme des bassinets des Mammifères.

Le tableau suivant nous donne un exposé résumé des chiffres et des rapports que j'ai trouvés entre le nombre de segments du tronc et celui de segments du rein chez les Elasmobranches que j'ai examinés à Roscoff. Chez les Raies un certain nombre de segments supérieurs du corps sont confondus et il est impossible de les distinguer nettement : il en est de même pour les segments correspondants de la glande de Leydig : les chiffres du tableau indiquent le nombre de segments distincts.

	NOMBRE des SEGMENTS distincts du tronc	NOMBRE total des SEGMENTS rénaux	REIN supérieur ou GLANDE de LEYDIG	REIN inférieur	DIFFÉRENCE entre les SEGMENTS du tronc et les SEGMENTS rénaux
Squatina angelus ♂ . . .	27	29	19	10	—
— — ♀ . . .	27	27	16	11	—
Acanthias vulgaris ♂ . . .	36	34	22	12	2
— — ♀ . . .	36	32	20	12	4
Galeus canis ♂	32	32	21	11	—
— — ♀	32	24	15	9	8
Mustelus vulgaris ♂ . . .	29	31	19	12	—
— — ♀ . . .	29	26	16	10	3
Carcharias glaucus ♀ . .	66	50	33	17	16
Scyllium canicula ♂ . . .	29	28	17	11	1
— — ♀ . . .	29	18	7	11	11
— *catulus* ♂ . . .	33	32	20	12	1
— — ♀ . . .	33	20	8	12	13
Pristiurus melanostomus ♀	30	18	6	12	12
Torpedo marmorata ♂ . .	24	25	12	13	—
— — ♀ . .	24	13+	—	13	—
Raia clavata ♂	34	34+	23+	11	—
— — ♀	34	12+	2	10	22
— *asterias* ♂	37	37+	24+	13	—
— *macrorhynchus* ♀ . .	48	12	—	12	36
— *naevus* ♂	34	28+	21+	7	6
— — ♀	34	7	—	7	27
— *mosaïca* ♀	39	14	4	10	25
Trygon pastinaca ♀	44	16	5	11	28

De ces différents cas examinés, nous constatons que le rein se concentre de plus en plus à sa partie inférieure où il se développe davantage, tandis que la partie supérieure a un sort différent : elle devient une glande annexe de l'appareil génital chez le mâle et s'atrophie de plus en plus chez la femelle.

Nous constatons que la segmentation du rein disparaît au fur et à mesure que l'organe est plus développé en masse et plus concentré comme forme. Pour le rein inférieur ce n'est que chez *Squatina*. qu'on constate une segmentation distincte et à la face ventrale seulement, car vers la face dorsale les segments sont confondus. Chez les autres types, le rein inférieur est une masse compacte dans laquelle on ne peut compter les segments que par le nombre des canalicules collecteurs. Dans le rein supérieur les segments sont souvent distincts. Chez les types où des canalicules néphrostomiques et des vestiges de vésicules moyennes persistent, ces vestiges se trouvent en alternance avec les segments du rein, conformément à ce que nous avons constaté pendant le développement, c'est-à-dire que les segments du rein arrivent à être intersegmentaires par rapport aux canaux segmentaires.

La forme particulière du rein est en rapport avec la forme du corps et avec celle des organes voisins. Chez les types où la cavité du corps est large les reins sont éloignés l'un de l'autre et sont aplatis ; chez les types où la cavité du corps est étroite, les reins sont plus rapprochés de la ligne médiane, plus étroites mais proportionnellement plus épais et réunis assez souvent dans leur partie inférieure. En ce qui concerne les variations de forme en rapport avec les organes voisins, Howes (**1890**) a mis en évidence ces variations chez *Raia clavata*. Elles tiennent au raccourcissement de l'extrémité supérieure du rein ou à une interruption dans la masse du rein gauche due au développement plus considérable de l'estomac et de la rate et à la courbure plus prononcée du premier. J'ai pu me convaincre que ces variations se rencontrent également chez les autres espèces de Raies. J'ai figuré schématiquement la forme par-

ticulière des reins chez un exemplaire femelle de *Raia punctata* (fig. 84).

On observe une interruption dans le rein gauche correspondant justement à la courbure de l'estomac et à la partie inférieure de la rate.

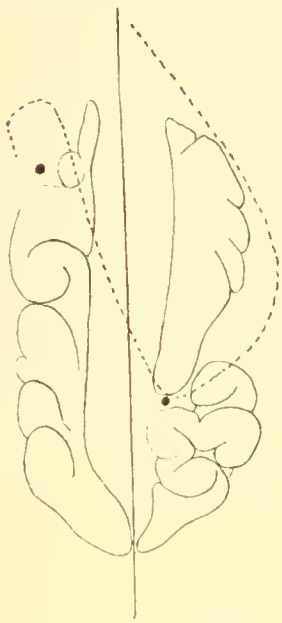


Fig. 84. — Figure représentant la forme particulière des reins chez un exemplaire femelle de *Raia punctata*. Les deux points indiquent la place de la rate et du pancréas; la ligne ponctuée indique la courbure de l'estomac.

La moitié inférieure est plus ramassée et plus épaisse que la moitié supérieure. Ces deux moitiés n'ont rien de commun avec ce que nous avons distingué comme rein inférieur et rein supérieur. Le rein droit n'est pas interrompu, mais son extrémité supérieure est brusquement amincie par suite de l'empiètement du pancréas situé entre l'intestin spiral et le pylore d'une part et cette partie du rein d'autre part. En même temps, le rein droit est plus uniforme, moins épais à la partie inférieure que le rein gauche et un peu plus rapproché de la ligne médiane ; ce fait n'est pas sans rapport avec la position de l'intestin spiral qui est situé de ce côté et qui descend parallèlement au rein.

Le fait que le rein des Elasmobranches se concentre et se développe davantage à la partie inférieure du corps n'est pas dû seulement à la tendance qu'a l'organisme de séparer le liquide séminal de l'urine, comme quelques auteurs le prétendent ; dans ce cas, les segments du rein inférieur devraient être aussi nets et aussi également développés que les segments du rein supérieur. On peut soutenir de la même manière que pour les Vertébrés supérieurs, que le rein inférieur a une capacité fonctionnelle plus grande que le rein supérieur. On peut voir également l'influence des organes voisins sur le développement de ces deux parties du rein.

L'évolution du rein est conditionnée à la fois par des rapports de contact avec les organes voisins et par des relations contractées avec

les glandes génitales, relations qui constituent un facteur de beaucoup plus important que le premier. On ne peut pas dire que le rein supérieur n'atteint le même développement que le rein inférieur seulement parce qu'il en est empêché par les organes voisins ; en effet, en dehors des différences présentées par les deux sexes, on constate le plus souvent que chez le mâle adulte, la partie inférieure de la glande de Leydig est plus développée comme masse que la partie supérieure du rein proprement dit ; le contraste est plus frappant justement à la limite de ces deux parties.

Mais on ne peut pas non plus négliger l'influence du premier facteur. Nous avons vu qu'en rapport avec la forme particulière de l'estomac chez les Raies on constate non seulement que le rein entier peut présenter des variations dans sa forme, mais aussi que le rein supérieur peut être représenté par un nombre plus ou moins grand de segments. Les différences et les variations que nous avons constatées en ce qui concerne le nombre de segments du rein supérieur et du rein inférieur, non seulement suivant les espèces et le sexe, mais encore suivant les individus mêmes, nous montrent qu'un même segment du rein peut appartenir aussi bien au rein supérieur (modifié ou non) qu'au rein inférieur. Ce fait, joint à tout ce que le développement nous apprend, montre qu'il n'y a aucune distinction essentielle et primordiale entre ces deux parties.

§ 4. — *Structure du rein, de la glande de Leydig et de leurs conduits.*

Le rein est composé de segments qui ne sont que partiellement distincts ; le plus souvent ils sont confondus. C'est surtout chez les Squales, dans le rein supérieur de la femelle que les segments sont distincts. Dans le rein inférieur, même dans le cas où les segments paraissent nettement séparés entre eux à la face ventrale, par exemple chez *Squatina* (fig. 85), il n'en est plus de même à la face dorsale, où les canalicules des segments voisins s'entremêlent entre eux. La segmentation est évidente à la face ventrale par suite de la persis-

tance des vestiges des vésicules moyennes segmentaires situés à la surface des veines efférentes du système veineux porte-rénal. Au contraire, en regardant le rein par la face dorsale, nous avons l'impression d'une autre segmentation, alternant avec la précédente et due à la situation des veines afférentes rénales (fig. 86). Chaque segment est composé d'un nombre variable de canalicules urinaires qui aboutissent à un canalicule collecteur ; celui-ci se déverse dans le canal de Wolff ou dans l'uretère proprement dit. Dans le rein inférieur de *Squatina* adulte, on compte 60 à 100 canalicules rénaux par segment.

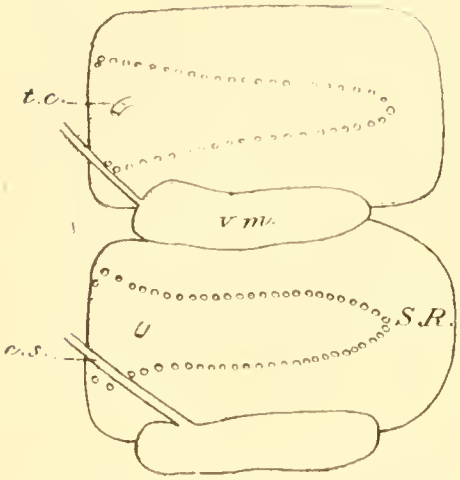


Fig. 85. — Schéma, représentant deux segments du rein chez *Squatina*, vus par leur face ventrale ; on constate leur alternance avec les vésicules segmentaires et l'arrangement des corpuscules de Malpighi.

Le trajet d'un canalicule rénal, entre le corpuscule de Malpighi et sa terminaison, est différencié en cinq zones qui ont été établies par Haller (1902) et qui sont les suivantes :

a) Une première zone, continuant la capsule de Bowman, caractérisée par son épithélium cilié, composé de cellules cubiques ou cylindriques courtes ;

b) Une deuxième zone, caractérisée par des cellules cubiques dont la surface ne présente ni cils, ni bordure en brosse, ni aucune cuticule ;

c) Une troisième zone, la plus développée aussi bien en longueur qu'en largeur, formée par des cellules sécrétrices rénales qui possèdent la bordure en brosse caractéristique :

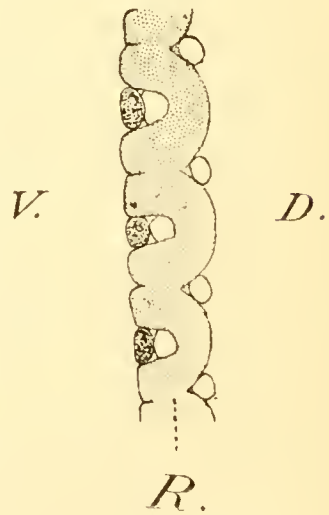


Fig. 86. — [Schéma montrant l'aspect du rein de *Squatina* dans une coupe sagittale.

d) Une quatrième zone de structure semblable à la deuxième ;

e) Une cinquième zone, caractérisée par un épithélium cubique de

faible hauteur et qui ressemble à l'épithélium du canalicule collecteur.

Dans chaque segment, les corpuscules de Malpighi sont situés dans la région ventrale du rein ; ils sont arrangés soit en une série arciforme à concavité interne (ce qui est le cas le plus fréquent), soit en cercle fermé, soit irrégulièrement. Les plus éloignés de la ligne médiane sont en général les premiers formés ; ils sont quelquefois plus grands que les autres et ont une situation plus dorsale ; vers la ligne médiane, ils sont de plus en plus voisins de la face ventrale du rein. Partant d'un corpuscule de Malpighi, un canalicule rénal continue son trajet d'abord vers la face ventrale du rein, remonte ensuite à la face dorsale pour redescendre à la face ventrale et se terminer dans le canalicule collecteur. La région ventrale et externe d'un segment du rein est caractérisée par les corpuscules de Malpighi et par les zones étroites des canalicules rénaux ; la région dorsale et interne est surtout caractérisée par la zone moyenne dilatée des canalicules. Dans la première de ces deux régions, le tissu conjonctif remplit abondamment les espaces laissés libres entre les canalicules et délimite ainsi des capsules entourant des pelotons qui sont formés chacun surtout par la quatrième zone d'un canalicule rénal ; ces pelotons correspondent en nombre et en situation aux corpuscules de Malpighi. La deuxième région est plus pauvre en tissu conjonctif et plus abondante en vaisseaux.

Les corpuscules de Malpighi du rein des Elasmobranches sont grands, ils dépassent ceux des Mammifères. Ils mesurent de 0,mm.10—0,mm,22 (le glomérule de 0,mm.8—0,mm.15) chez *Scyllium canicula* ; de 0,mm.15—0,mm.30, chez *Squatina angelus* ; de 0.mm,16—0,mm.20, chez *Acanthias vulgaris* ; de 0,mm.20—0,mm.28, chez *Torpedo marmorata*. Chez la Souris, pour prendre un exemple parmi les mammifères, ils mesurent de 0,mm.064—0,mm.08. Les glomérules remplissent la plus grande partie du contenu de la capsule ; ils sont sphériques, ellipsoïdes ou de forme irrégulière et le plus souvent pédiculisés. Le vaisseau afférent pénètre dans le glomérule et

le vaisseau efférent en sort par le pédicule ; ces vaisseaux présentent l'aspect des capillaires : ils sont délimités par un endothélium sans couche musculaire différenciée. A l'intérieur du glomerule, ces capillaires présentent un aspect embryonnaire, c'est-à-dire, qu'on ne peut pas distinguer des limites cellulaires dans leur paroi : ils sont délimités par du protoplasma fibreux semé de noyaux qui proéminent légèrement dans leur lumière. De même que chez les Mammifères, on trouve chez les Elasmobranches des glomérules en bouquet : entre le vaisseau afférent et le vaisseau efférent les capillaires se ramifient et s'anastomosent entre eux. Entre les capillaires, on observe le stroma du glomérule formé de cellules conjonctives, dont on ne peut pas non plus distinguer les limites ; on constate des noyaux plongés dans du cytoplasma fibreux. Le feuillet viscéral de la capsule de Bowman, qui recouvre le glomérule est formé par un endothélium plasmodial qui n'est distinct ni de l'endothélium des capillaires, ni des cellules conjonctives du stroma ; dans les corpuscules jeunes, ce feuillet est formé de cellules distinctes, mais chez les adultes l'endothélium vasculaire est confondu avec la couche épiglomérulaire en une membrane de protoplasma fibreux. Plusieurs auteurs ne considèrent, comme capsule de Bowman, que le feuillet pariétal de celle-ci. On ne peut pas dire que les deux feuillets du corpuscule ont une origine distincte. J'ai constaté des variations dans le mode de formation du corpuscule de Malpighi. Suivant les cas, une partie de la paroi épithéliale de la cupule d'origine sera ou non invaginée par le tissu mésenchymateux qui proémine dans sa cavité et le feuillet pariétal, aussi bien que le feuillet viscéral, peuvent se former aux dépens des éléments de ce tissu. Le feuillet pariétal est cilié vers l'origine du canalicule rénal ; mais l'épithélium perd ses cils et diminue graduellement de hauteur au fur et à mesure qu'on se rapproche du pédicule du glomérule : au voisinage de celui-ci, les cellules sont très aplaties et présentent l'aspect de cellules conjonctives. La transition entre l'épithélium du feuillet pariétal de la capsule de

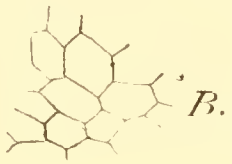
Bowman et celui de la zone initiale du canalicule urinaire est insensible.

La zone initiale du canalicule rénal est étroite et relativement courte ; chez *Scyllium canicula*, elle a 0,mm.043—0,mm.05 de largeur et son épithélium mesure 0,mm.012 de hauteur. L'épithélium est formé de cellules cubiques à noyaux volumineux et possédant des cils dont la longueur dépasse celle des cellules. Souvent les cils paraissent réunis en cils composés qui se présentent sous la forme de rubans striés et tordus, mais souvent je les ai vus isolés. Dans le cytoplasme des cellules, on ne constate aucune différenciation fibrillaire en rapport avec les cils. Bowman est le premier qui en 1842, a décrit des cellules vibratiles dans le rein ; il les a observées dans le collet, chez la Grenouille et admettait que les cils volumineux qui battent au début du tube urinaire servent à la propulsion du liquide filtré par le glomérule. Pour le rein des Elasmobranches, c'est Leydig (1851) qui les a observés d'abord, mais sans préciser dans quelle région du canalicule urinaire on les trouve ; c'est Haller (1902) qui a montré qu'on les trouve dans la zone initiale du canalicule ; cette zone correspond au collet des canalicules urinaires des autres Vertébrés.

Pour la structure de la deuxième et de la quatrième zone, je n'ai rien à ajouter aux observations de Haller. Ces zones sont composées d'un épithélium formé de cellules cubiques entre lesquelles on observe quelquefois des cellules étroites fortement colorées et qui sont probablement des cellules vieillies. On rencontre également ces dernières cellules dans la troisième zone du canalicule rénal ; elles ont quelquefois leur protoplasma strié.

La zone moyenne est comparable au tube contourné du rein des Mammifères ; c'est la partie la plus importante du canalicule rénal ; elle est moins large que le corpuscule de Malpighi. L'épithélium est composé d'une seule rangée de cellules qui reposent sur une membrane basale continue sans structure. Les cellules ont une forme prismatique à base plus large que leur sommet elles sont générale-

ment deux fois plus longues que larges. Le noyau est ovalaire et occupe presque toujours le milieu de la cellule ; il présente des grains de chromatine réunis entre eux et un nucléole. Le cytoplasme de la cellule présente la structure d'un réticulum assez serré, à mailles allongées suivant le grand axe de la cellule (fig. 87). Le réticulum présente des granulations nodales. La surface libre de la cellule ne présente pas de cuticule continue ; on observe un réseau formé de filaments un peu plus épais que ceux de l'intérieur de la cellule et possédant des granulations nodales plus développées (réticelle épicellulaire) et en plus la bordure en brosse. Les poils de la brosse sont distincts, très serrés et ont la même longueur. Vers leur surface, les cellules sont séparées par des cadres intercellulaires à contour polygonal que j'ai observés très bien dans des coupes colorées par l'hématoxyline au fer : le réseau apparaît coloré en noir et les points nodaux sont plus prononcés. La bordure en brosse, se colore légèrement par l'éosine de la même manière que le réseau cellulaire. Suivant le réactif employé, on observe entre les mailles du réseau protoplasmique de la cellule, ou rien, ou des granulations très fines et rarement de gros granules. Ainsi dans des coupes du rein de *Squatina*, provenant du matériel fixé au liquide de Bouin, colorées par l'hématoxyline Delafield et différenciées par alcool picrique, le cytoplasme de la cellule rénale est de couleur jaunâtre ; ce cytoplasme a une structure réticulaire, à mailles allongées ; les filaments basaux du réticulum sont colorés légèrement en bleu. La bordure en brosse est colorée aussi en bleu. Dans le noyau, le hyaloplasme est incolore et le réseau chromatique est teint en bleu très foncé. Au-dessous du noyau, j'ai observé dans le cytoplasme de grands granules, en nombre de 1—4 par cellule, colorés en brun et souvent



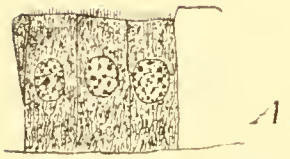


Fig. 87. — A, Cellules rénales de la zone moyenne d'un canalicule ; B, leur contour.

entourés d'une zone claire très mince. Les cellules de la deuxième et de la quatrième zone étaient uniformément colorées en bleu ; on constate donc une différence entre la nature du cytoplasme des cellules de ces zones et celles de la troisième zone. Au voisinage de la deuxième et la quatrième zone, l'épithélium diminue graduellement de hauteur, de sorte qu'il arrive à être formé par des cellules cubiques qui se distinguent de celles des zones voisines par la présence de la bordure en brosse. La section du canalicule est circulaire ou ovalaire. On constate de légères variations en ce qui concerne la surface interne des cellules : elle est plane ou convexe, en rapport, sans doute, avec l'état de fonctionnement. Sauer (1898) a montré que la lumière des canalicules rénaux est plus étroite et les cellules sont plus hautes quand le produit de sécrétion n'est pas encore éliminé des cellules ; les cellules sont plus basses lorsque la sécrétion a atteint le maximum.

La zone terminale du canalicule urinaire et le canalicule collecteur sont tapissés par un épithélium cubique. Dans les uretères on observe le même épithélium un peu plus haut et entouré à l'extérieur d'une couche plus développée de tissu conjonctif.

En ce qui concerne la structure de la glande de Leydig chez le le mâle adulte, autant que j'ai pu m'en convaincre par des dissociations et par des coupes, les canalicules qui composent ses segments se terminent en cæcum. Je n'ai pas trouvé de corpuscules de Malpighi. Dans chaque canalicule, on distingue deux zones entre lesquelles la transition est assez brusque : a) une première, très dévéloppée, terminée en cul-de-sac et qui est la partie glandulaire ou sécrétrice ; b) une partie terminale courte, plus étroite que la précédente : c'est la zone excrétrice qui se déverse dans le canalicule collecteur. La première zone peut être plus dilatée dans la partie médiane de son trajet ; dans ce cas le canalicule rappelle davantage le canalicule urinaire. La zone initiale ou sécrétrice de la glande de Leydig correspond aux quatre premières zones du canalicule urinaire et la deuxième zone correspond à la cinquème de celui-ci. Comme souvent les canalicules

de la glande de Leydig proviennent de la transformation des canalicules urinaires fonctionnels avant la maturité sexuelle, on comprend les variations de largeur dans le trajet du canalicule; pourtant ces variations sont loin de présenter la même netteté que dans le rein et très souvent la zone sécrétrice présente partout la même largeur. La glande sécrète un liquide visqueux de couleur blanchâtre qui s'accumule dans le spermiducte et sert de milieu trophique aux spermatozoïdes. La zone sécrétrice du canalicule est formée par un épithélium haut composé de cellules étroites; la zone excrétrice est revêtue d'un épithélium formé de cellules cylindriques courtes ou cubiques. En général les canalicules de la glande de Leydig, dans leur partie sécrétrice, ont une largeur deux fois plus grande que celle de la zone moyenne des canalicules rénaux; l'épithélium sécréteur est deux fois plus haut que l'épithélium rénal correspondant, mais ses cellules sont plus étroites que dans ce dernier (fig. 88).

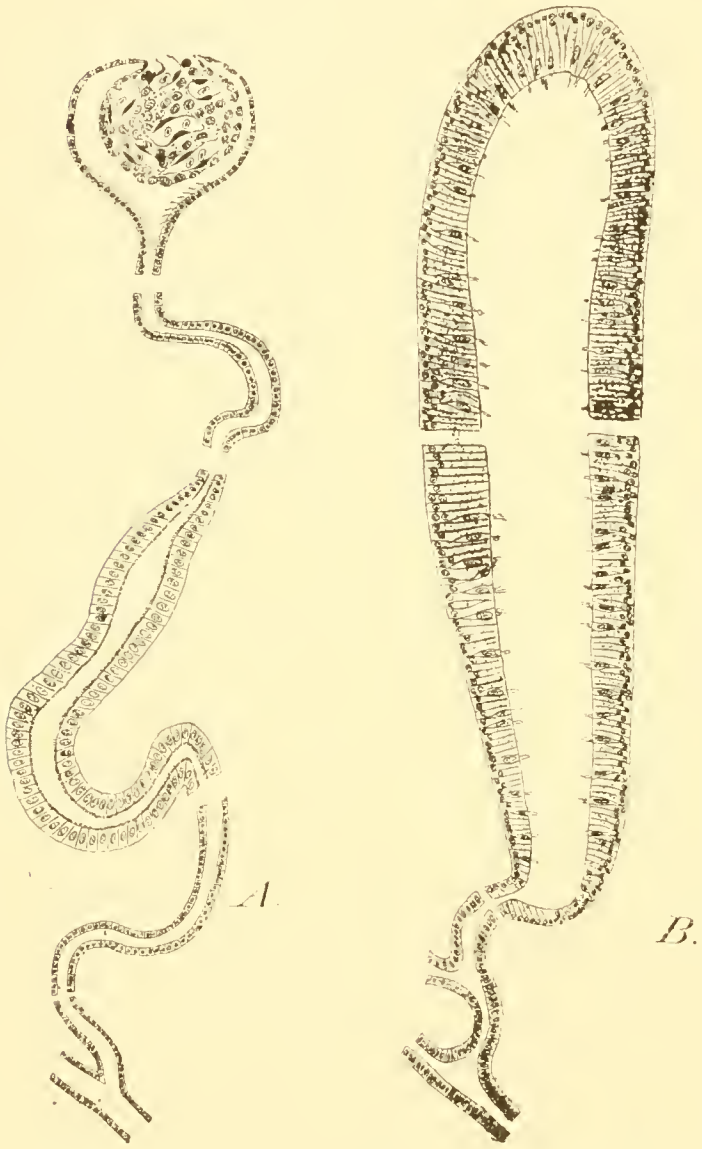


Fig. 88. — Figures schématiques montrant les différentes parties d'un canalicule rénal (A) et d'un canalicule de la glande de Leydig (B).

Je donne quelques exemples dans le tableau suivant pour faciliter la comparaison : les chiffres donnés sont des chiffres moyens.

		DIAMÈTRE des tubes sécréteurs	HAUTEUR de l'épithélium sécréteur	LARGEUR de la cellule épithéliale
		mm.	mm.	mm.
Scyllium canicula	Glande de Leydig .	0,18	0,060	0,007
	Rein	0,12	0,030	0,016
Squatina angelus	Glande de Leydig .	0,27	0,075	0,008
	Rein	0,15	0,034	0,014
Acanthias vulgaris	Glande de Leydig .	0,19	0,060	0,008
	Rein.	0,12	0,027	0,016
Raia batis	Glande de Leydig .	0,16	0,050	0,007
	Rein	0,08	0,030	0,015
Torpedo marmorata	Glande de Leydig .	0,14	0,053	0,008
	Rein	0,08	0,024	0,015

Dans l'épithélium sécréteur de la glande de Leydig (fig. 89), on distingue deux catégories de cellules : a) des cellules non ciliées dont le noyau rond a une situation très voisine de la membrane basale ; b) des cellules enchâssées entre les précédentes, dont l'extrémité inférieure ne descend pas, le plus souvent, jusqu'à la membrane basale et qui possède un noyau allongé ayant une situation voisine de la lumière du canalicule ; ces cellules sont ciliées. Correspondant aux cils on observe des granulations basilaires et des racines ciliaires cytoplasmiques. Dans une vue de face les limites cellulaires se présentent sous la forme d'un réseau polygonal. Les cadres intercellulaires sont à peine indiqués. On constate en outre vers la membrane basale de petites cellules basales ou plutôt des noyaux basaux très abondants quelquefois. Les limites cellulaires sont quelquefois coudées ; souvent elles ne sont pas distinctes vers la membrane basale et alors cette partie de l'épithélium se présente comme un syncitium très abondant en noyaux. Les cellules ciliées ne sont pas

sécrétrices mais probablement elles peuvent le devenir en perdant leurs cils et en s'allongeant vers la membrane basale. Les cellules à

Fig. 89. — Aspect de l'épithélium tapissant les canalicules de la glande de Leydig.

noyau arrondi et basal sont les cellules sécrétrices; leur cytoplasme a une structure réticulaire ou spongieuse et dans ses mailles on observe souvent des granules qui se colorent de la même manière que les mottes chromatiques du noyau. Les coupes que j'ai examinées

provenaient du materiel fixé au liquide de Zenker et de Bouin et elles étaient colorées par de l'hématoxyline Delafield et éosine, par de l'hématoxyline au fer, par du Kernschwartz et safranine. Les granules de sécrétion sont surtout mis en évidence par l'hématoxyline au fer qui les colore en noir et par la safranine qui les colore en rouge. Quelquefois ces granules sont entourés d'une auréole claire. Les granules sont éliminés par la surface de la cellule qui est libre. A l'état de repos, cette surface est recouverte par une cuticule mince qui se détruit pendant la phase de sécrétion et se reforme après. Le noyau prend part à la formation de ce produit de sécrétion. Très rarement, j'ai vu des noyaux présentant l'aspect comme s'ils seraient en division directe, mais j'ai vu souvent des noyaux fragmentés et j'ai constaté deux noyaux dans une même cellule : un étant voisin de la surface libre de la cellule. J'ai vu des noyaux dans le produit de sécrétion qui remplissait la lumière du canalicule, mais je ne puis dire s'il s'agit des noyaux expulsés ou bien des noyaux amenés dans la préparation par la lame du rasoir. En dehors de granules, les cellules sécrètent aussi un produit liquide. On observe quelquefois à la surface des cellules soit un réseau irrégulier soit quelques filaments perpendiculaires à la surface et proéminant dans la lumière du canalicule. Le cytoplasme basal qui entoure le noyau est plus compact et plus colorable. Je n'ai pas constaté de formations ergastoplasmiques, ni observé la décapitation de la partie supérieure des cellules pendant la sécrétion. La cuticule seulement tombe et se refait après.

Cette structure s'observe partout dans la glande de Leydig. Pourtant, dans l'épididyme proprement dit, les canalicules sont un peu plus larges et l'épithélium est un peu plus haut que dans le reste de la glande. Je trouve cette structure semblable à la structure de l'épididyme des Mammifères et des Reptiles, étudiée par Hammar et par Henry. Hammar (1897) a montré, dans l'épididyme du chien, l'existence des cellules ciliées qui alternent avec des cellules non ciliées et, de plus, entre les pieds des cellules il a observé de nom-

breuses cellules basales. Il a vu que des granulations existaient dans différentes cellules et que par suite de l'élimination de ces granulations les cellules perdaient leurs cils pour les reformer après. L'auteur a observé des filaments ergastoplasmiques et a constaté quelques divisions mitosiques ; il croit que le noyau prend part d'une façon active à la formation des boules de sécrétion. Henry (1898) a étudié les variations de structure dans l'épididyme des Reptiles. L'auteur a observé des tubes étroits et des tubes larges et il a étudié ces derniers. Ces tubes sont formés par un épithélium sécréteur et cilié : on y constate des boules de sécrétion se colorant vivement par les couleurs basiques et s'éliminant par destruction partielle de la cellule. Au moment de l'excrétion, les cils tombent et ils peuvent se reformer ensuite. Le noyau se divise par amitose et prend part à la sécrétion ; d'abord il augmente de volume et multiplie ses nucléoles ; puis il dégénère en perdant sa chromatine, soit par exosmose, soit directement par destruction de la membrane : alors on constate de la chromatine dans le cytoplasme sous forme de grains de sécrétion. L'auteur admet la théorie vesiculaire de la sécrétion. D'après ce que j'ai observé dans l'épididyme et dans la glande nidamentaire de l'oviducte des Elasmobranches, je crois que cette théorie peut trouver son application dans plusieurs cas.

Il n'y a pas dans le travail de Henry de données sur l'anatomie de l'épididyme et sur les rapports de cet organe avec le canal de Leydig et avec le rein. Il est certain que l'épididyme des Vertébrés supérieurs est comparable à la glande de Leydig des Elasmobranches et que, tout au moins, il est le même organe que la partie supérieure de celle-ci. Glande de Leydig et épididyme nous représentent une partie du rein modifiée sous l'influence des glandes génitales mâles.

En dehors de l'épididyme, il y a encore des exemples de modifications du rein en rapport avec le sexe. Dans un travail très récent, Regaut et Policard (1904) décrivent un segment sexuel dans le trajet du canalicule urinaire chez les Reptiles (Ophidiens et Lacertiens). Chez le mâle, le segment sexuel est formé par des cellules ouvertes,

hautes et étroites, à noyau basal et qui présentent une sécrétion granuleuse. Chez la femelle, le même segment est formé par des cellules qui sécrètent la mucine.

Parmi les Téléostéens, on constate chez les Epinoches des modifications dans le rein du mâle, en rapport avec la sécrétion du mucus, qui agglutine les matériaux du nid ; ce fait a été montré par Möbius (1885) chez *Spinachia vulgaris* et je l'ai constaté aussi chez *Gasterosteus aculeatus*.

Les tubes collecteurs de la glande de Leydig sont tapissés à l'intérieur par un épithélium composé de cellules cylindriques courtes.

Le spermiducte présente à sa surface interne un grand nombre de plis de la muqueuse. Ces plis sont de plus en plus réguliers vers la partie inférieure, où ils sont transversaux et donnent l'aspect caractéristique de cette partie de l'organe (vésicule séminale). La surface interne est tapissée par un épithélium formé de cellules cylindriques hautes, à surface légèrement bombée. Entre les pieds de ces cellules, au voisinage de la membrane dorsale, on observe souvent des cellules cunéiformes ou plus ou moins arrondies.

§ 5. — *Les oviductes.*

Les oviductes sont deux canaux indépendants de l'ovaire, situés à la face ventrale du rein et occupant toute la longueur de la cavité abdominale. Ils commencent par un pavillon commun, situé au-dessus du foie ; à la partie inférieure ils se terminent par des orifices distincts dans le cloaque. Les deux oviductes sont presque toujours également développés, même chez les espèces ou l'ovaire est unique. Chez *Trygon* on observe une asymétrie, l'oviducte droit étant rudimentaire. Chaque oviducte comprend les parties suivantes : a) trompe ou tuba, b) glande nidamentaire, c) oviducte proprement dit, d) utérus. Ces différentes parties sont bien distinctes chez l'adulte ; mais à l'état jeune, la glande nidamentaire et l'utérus sont à peine indiqués. Le développement des différentes parties de l'oviducte est

un bon caractère permettant de reconnaître les animaux adultes. Chez les animaux jeunes, l'utérus ou partie terminale plus dilatée de l'oviducte, a une longueur de beaucoup plus réduite que l'oviducte proprement dit ; mais il se développe graduellement aux dépens de la partie inférieure de celui-ci. Il est bien connu, que l'utérus est plus développé chez les Elasmobranches vivipares que chez les ovipares ; au contraire, chez ces derniers la glande nidamentaire a un développement plus grand.

Je donne quelques exemples dans le tableau suivant pour comparer le développement des différentes parties de l'oviducte, d'une part chez des animaux jeunes et adultes d'autre part chez des espèces différentes. Pour les adultes, les chiffres sont pris des organes à l'état de repos. Parmi les exemples cités, chez *Scyllium canicula* jeune de 0,m.36 de longueur, l'ovaire avait 5.cm.5 de longueur et 1.cm.3 de largeur : la zone germinative de celui-ci avait 2.cm.7 de

		TROMPE		GLANDE NID.		OVID. P. DIT.		UTÉRUS	
	Etat	longr	largr	longr	largr	longr	largr	longr	largr
m.		cm.	cm.	cm.	cm.	cm.	cm.	cm.	cm.
Scyllium canicula . 0,36	jeune	2,7	0,1	0,8	0,3	4,5	0,1	. 5	0,2
» » . 0,55	»	4,0	0,15	1,0	0,6	6,5	0,15	1,2	0,25
» » . 0,58	»	4,0	0,2	1,7	1,2	5,8	0,2	3,5	0,8
» » . 0,65	adulte	4,0	0,5	2,8	2,3	4,0	0,5	5,8	1,0
» » . 0,59	»	4,0	0,5	2,7	2,2	3,5	0,5	5,3	1,0
Scyllium catulus. . 0,72	jeune	7,0	0,2	1,0	0,5	10,0	0,2	1,0	0,3
» » . . 1,94	adulte	7,0	0,7	4,5	3,5	5,5	1,2	6,5	2,0
Acanthias vulgaris. 0,68	jeune	7,5	0,2	0,5	0,4	15,5	0,2	2,5	0,5
» » . 0,88	adulte	7,5	0,5	1,0	1,0	4,0	0,5	18,0	1,5
Mustelus vulgaris . 0,81	»	4,0	0,5	1,5	2,3	1,0	0,6	19,0	1,2
Raia punctata . . . 0,63	»	3,0	0,4	1,8	2,7	4,0	1,0	2,0	1,2
» *mosaïca*. . . . 0,75	»	4,0	0,4	2,2	4,5	10,0	1,0	3,5	2,0
Galeus canis. . . . 1,30	»	10,5	0,6	2,5	2,7	4,0	1,3	36,0	3,0
Trygon p. (*o. g.*). . 0,97	»	12,0	0,4	1,5	1,4	—	—	8,0	3,0
» » (*o. d.*). .		17,0	0,2	—	—	—	—	4,0	0,7

longueur et 0.cm.3—0,cm.5 de largeur ; elle était plus transparente que le reste de l'ovaire et les ovules étaient à peine visibles à l'œil nu et ressemblaient à des petites granulations. Chez *Scyllium canicula* de 0.m.58 de longueur, l'ovaire avait 13.cm. de longueur et 2 cm.5 de largeur ; la zone germinative avait 6,cm. de longueur et

1,cm.8 de largeur; les ovules les plus développés avaient au maximum 0,cm.15 comme diamètre. Chez les animaux adultes de la même espèce, qui peuvent avoir une longueur totale de 0,m.58— 0,m.69, les ovules mûrs ont environ 1,cm.7 de diamètre. Chez *Scyllium catulus*, jeune de 0.m.72 de longueur, les ovules avaient au maximum 0,cm.10 de diamètre, tandis que chez l'adulte les ovules mûrs ont environ 2,cm.5 de diamètre. Chez *Acanthias vulgaris* jeune de 0,m.68 de longueur, les ovules avaient 0,cm.15 de diamètre maximum, tandis que chez l'adulte les ovules mûrs ont environ 3,cm. de diamètre. Ces exemples nous montrent évidemment que le développement des différentes parties de l'oviducte est étroitement lié à la maturité sexuelle. Les différences de saison sont sans grande importance. Chez les Elasmobranches vivipares, la région utérine peut s'accroître aux dépens de l'oviducte proprement dit, durant l'époque de l'incubation même.

Nous rencontrons des différences en ce qui concerne la forme de la glande nidamentaire et l'aspect de la muqueuse utérine. Si les tubes glandulaires sont relativement courts et ont une situation radiaire dans la paroi de l'oviducte, la glande nidamentaire a une forme annulaire (*Squatina, Acanthias*). Si les tubes glandulaires sont plus allongés que dans le cas précédent, ils empiètent différemment sur la paroi de l'oviducte ; quand le développement des tubes glandulaires s'effectue suivant la longueur de l'oviducte, la glande nidamentaire a une forme ovoïde (*Scyllium*) ; quand, au contraire, les tubes s'allongent dans le plan de la largeur de l'oviducte. la glande nidamentaire est cordiforme (*Galeus, Mustelus, Carcharias*). La muqueuse utérine est lisse chez les espèces ovipares et plusieurs espèces vivipares (*Squatina angelus, Galeus canis, Mustelus vulgaris*). Dans l'organe en repos, on observe des plis longitudinaux soit en zig-zag, soit irréguliers ; mais quand l'organe est dilaté, ces plis n'existent plus. Chez plusieurs espèces vivipares, la paroi utérine présente des villosités de forme variable ; elles sont de replis foliacés chez *Acanthias*, en forme de filaments chez *Torpedo*, de

massue chez *Trygon*. Ces villosités sont richement vascularisées et Leydig (**1851**) a distingué surtout deux vaisseaux principaux qui suivent leurs bords et se réunissent entre eux par un réseau vasculaire à mailles très étroites.

En ce qui concerne la structure histologique des oviductes, Bruch (**1860**) a décrit : *a*) une tunique externe séreuse ou péritonéale ; *b*) une tunique moyenne fibreuse, dans laquelle on trouve des fibres musculaires lisses ; *c*) une tunique interne muqueuse revêtue dans tout le conduit éducateur par un épithélium cylindrique et vibratile. Dans la région utérine on observe une prédominance des éléments musculaires dans la tunique moyenne, et, dans la muqueuse, des modifications très importantes à l'époque de la gestation, l'épithélium pavimenteux devenant presque cylindrique sur les villosités. Perravex (**1872**) décrit l'épithélium de la muqueuse de l'oviducte. Dans la trompe (pavillon et tuba) il est cilié ; dans l'oviducte proprement dit, à côté des cellules ciliées, on observe des cellules caliciformes très renflées. Vers le cloaque, on trouve ces cellules caliciformes dans les deux tiers de sa longueur ; mais le nombre va sans cesse en diminuant, leur forme est de moins en moins globuleuse et l'épithélium vibratile fait place par transition ménagée à un épithélium prismatique non vibratile à longues cellules, à noyau irrégulier, contenant une matière grisâtre finement granuleuse. Je dois ajouter que l'épithélium de la muqueuse utérine n'est pas toujours pavimenteux et celui de la trompe n'est pas complètement cilié. Le développement de la tunique moyenne n'est pas le même dans toutes les régions de l'oviducte. Il y a des variations de structure intimement liées au mode de fonctionnement de chacune de ces parties, mode qui peut être différent suivant qu'il s'agit d'espèces ovipares ou d'espèces vivipares.

Les ovules s'engagent par le pavillon commun et suivent le trajet de l'un ou l'autre des oviductes. Le pavillon est retenu ouvert par des brides péritonéales. Les parties de la cavité péritonéale qui avoisinent les ovaires sont garnies d'un épithélium vibratile et le mou-

vement ciliaire qui s'y manifeste sert à transporter les œufs jusqu'au pavillon. Les régions de l'oviducte ont un rôle différent. La trompe reçoit l'ovule et c'est dans cette région que s'effectue la fécondation ; cette première partie est conformée de manière à permettre l'avancement de l'ovule en exerçant le moins de pression possible sur lui ; cet avancement s'effectue comme un glissement ; en conséquence, la couche musculaire est très peu développée et au contraire il y a de nombreuses dilatations vasculaires dans la paroi ; l'épithélium est cilié. Au niveau de la deuxième région l'œuf s'entoure d'albumine et se revêt d'une coque ; il s'agit d'un travail chimique de la part de l'organe : nous rencontrons en effet des glandes énormément développées et la couche musculaire est nulle. Le reste de l'oviducte sert à l'expulsion de l'œuf ou à son incubation. Dans l'expulsion, la paroi de l'oviducte joue un rôle actif par sa couche musculaire très développée surtout chez les espèces à coque dure. Je crois utile de considérer isolément chacune des parties de l'oviducte et de voir les variations de structure qu'elles peuvent présenter.

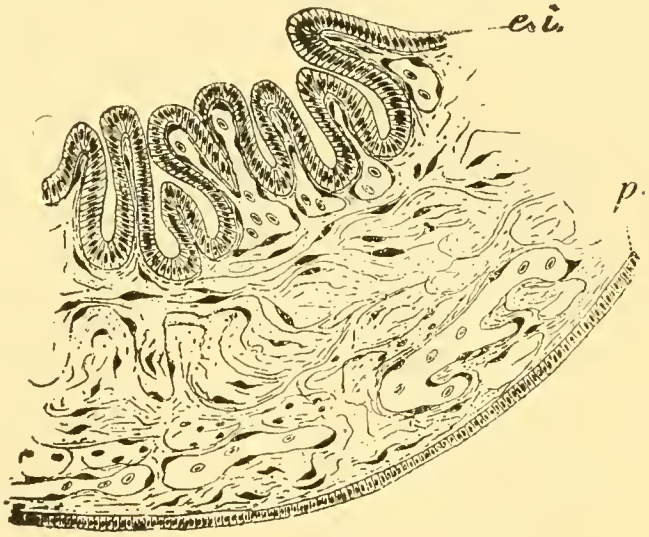


Fig. 90. — *Scyllium canicula*, femelle adulte. Coupe transversale par la paroi de la trompe de l'oviducte.

1) *La trompe.* Le rôle de cette partie est le même chez toutes les espèces ; elle présente partout le même aspect et la même structure. Elle commence par le pavillon, se dirige en dehors, puis en bas en suivant le fond de la cavité du corps jusqu'à la glande nidamentaire. Partout, la paroi de cette région est très mince et, à l'intérieur, la muqueuse présente des plis très fins. Les détails que je vais exposer ont été recueillis au cours de l'examen des coupes que j'ai faites dans

cette région de l'oviducte, chez une petite Roussette : *Scyllium canicula* qui avait 0,m.60 de longueur et qui était très voisine de l'état adulte. La trompe avait 3mm. de diamètre. Comme structure (fig. 90) on constatait que la tunique péritonéale ou séreuse était composée de cellules allongées ciliées ayant 0,mm.04 de hauteur et dont la base était étroite. On observait souvent entre ces cellules d'autres cellules arrondies à couche protoplasmique réduite et qui sont très probablement des leucocytes. On n'observe aucune transition de forme entre ces cellules et les noyaux de l'épithélium péritonéal. La tunique moyenne est composée d'abord vers l'extérieur de tissu conjonctif dont les éléments ont un arrangement irrégulier ; vers l'intérieur l'arrangement est plus régulier, de sorte qu'on constate une couche circulaire. L'épaisseur totale de cette tunique était de 0,mm.33. On trouve des fibres musculaires lisses, mélangées avec les fibres conjonctives, mais en petit nombre. La tunique moyenne est caractérisée en outre par un grand nombre de dilatations vasculaires irrégulières souvent très développées et qui s'avancent dans les plis de la muqueuse. La tunique interne est composée d'une couche mince de tissu conjonctif et d'un épithélium formé de cellules étroites et allongées. A l'état de repos, la tunique interne présente des plis étroits, de longueur variable et ayant jusqu'à 0,mm.30 de hauteur. Les cellules épithéliales (fig. 91), ont une hauteur de 0,mm.045 ; leurs noyaux ont de 0,mm.013—0,mm.027 de longueur et 0,mm.005 d'épaisseur. La grande majorité des cellules est ciliée, mais parmi celles-ci on en observe d'autres dont le noyau est un peu plus profond, qui sont caliciformes et présentent un petit bouchon de mucus à la surface interne ; ces cellules caliciformes se rencontrent

Fig. 91. — *Scyllium canicula*, femelle adulte. Aspect de l'épithélium tapissant la trompe.

surtout au fond des replis. Nous retenons ceci comme caractéristique de la structure de cette première région de l'oviducte :

a) les éléments de la tunique moyenne ont un arrangement irrégulier ; le tissu musculaire est faiblement représenté ; *b*) il y a des dilatations sanguines immédiatement au-dessous de la muqueuse ; *c*) l'épithélium interne est composé de cellules hautes, étroites et ciliées et d'un nombre restreint de cellules mucipares.

Pour l'engagement de l'ovule, dans cette région de l'oviducte, en dehors du mouvement ciliaire dont j'ai déjà parlé, les mouvements de la paroi du corps doivent contribuer aussi en déterminant un vide plus prononcé à l'intérieur ; la trompe alors se dilate, l'ovule y entre appelé par le courant ciliaire et la petite quantité de mucus lui permet le glissement.

2) *La glande nidamentaire.* Cette glande a été décrite par différents auteurs qui se sont occupés de l'anatomie des Elasmobranches. I. Müller (1843) remarque qu'il y a de grandes différences dans la conformation et l'aspect des glandes de l'oviducte qui servent à sécréter la coque de l'œuf. Elles sont à peine indiquées chez *Torpedo* où l'oviducte montre seulement quelques plis transversaux fins et l'œuf n'est pas enveloppé d'une coque. Il est douteux si la glande existe chez *Lamna* : on observe dans la région où on la rencontre chez les autres Squales, des plis longitudinaux parallèles et fins. La glande a la forme d'un anneau chez *Acanthias vulgaris* et *Scymnus lichia* ; elle est fusiforme chez *Heptanchus cinereus* et présente des plis transversaux fins à l'intérieur. Les Squales à membrane nictitante ont une glande composée de deux cornes creuses tordues en spirale (*Mustelus, Galeus, Carcharias*) ; les parois des cornes sont glanduleuses et dans leur cavité se trouve une sorte de peigne tordu, qui par un de ses côtés est confondu avec la corne ; son côté libre est divisé en plis transversaux. Chez *Rhinobatus Columnae*, la glande est cordiforme. Chez les Requins, les Raies ovipares et les Chimères. la glande est très développée ; elle consiste en deux masses glandulaires convexes qui, latéralemenl se confondent en partie. Chez les

Raies et les Roussettes, la cavité de l'oviducte présente de chaque côté un enfoncement, où se produisent les filaments de la coque. La muqueuse de la glande présente des plis fins, parallèles et transversaux, entre lesquels s'ouvrent les glandes.

Cuvier (1846) décrit la glande comme une dilatation de l'oviducte enveloppant dans ses parois un corps glanduleux épais, composé de tubes. L'humeur sécrétée produit la coque de l'œuf et la forme de la coque tient sans doute à celle de la surface glandulaire.

Leydig (1852) considère la glande comme située en-dehors de la muqueuse de l'oviducte. Les tubes droits de la glande ont leurs extrémités borgnes du côté de la muqueuse et la sécrétion arrive sous forme de filaments en spirale dans deux sillons longitudinaux, situés au-dessous de la réunion des deux moitiés de la glande.

Martin Saint-Ange (1856) décrit la glande nidamentaire du Squale émissole (*Mustelus vulgaris*) comme ayant la forme d'un œuf de poule un peu allongé ; elle sécrète la coque molle et cornée de l'œuf. La glande se compose de petits cæcums adossés les uns aux autres et qui tous vont s'ouvrir à la surface de la muqueuse. L'auteur croit qu'au début, la coque est adossée d'une manière intime à la membrane vitelline et qu'à mesure que l'œuf chemine dans l'oviducte, elle se détache petit à petit de la sphère vitelline, par l'effet de la pénétration par endosmose d'une notable quantité de liquide albumineux, lorsque le fœtus est sur le point de naître. Ce liquide remplit les fonctions de l'amnios des Vertébrés supérieurs.

Vogt et Pappenheim (1859) donnent la description de la glande nidamentaire chez *Raia clavata*. Ils décrivent dans la partie supérieure de la glande trois zones : une zone à stries longitudinales, une zone à stries obliques et une zone à stries transversales. La partie inférieure de la glande comprend une zone plus large que la précédente, qui laisse voir une surface unie, un peu veloutée comme une muqueuse ordinaire. Ils croient que l'aspect des différentes zones tient uniquement à l'arrangement des tubes dont la glande est composée et remarquent que sur une coupe longitudinale les diverses

bandes ont la même teinte étant formées apparemment par la même substance (?).

Bruch (1860) observe que la glande nidamentaire varie suivant l'espèce et suivant l'époque de l'année. Elle est déjà apparente avant l'éclosion du jeune animal sous forme d'une dilatation fusiforme de l'oviducte. Au niveau de la glande, la lumière de l'oviducte se trouve rétrécie ; la cavité est allongée transversalement, elle est limitée du côté dorsal et ventral par deux surfaces planes qui sont parcourues par une bande grisâtre qui coupe transversalement leur milieu ; cette bande varie d'épaisseur, quelquefois même elle est double. A la surface interne l'auteur remarque les zones suivantes : a) une première zone la plus antérieure (supérieure) très veloutée, criblée de petits trous serrés les uns contre les autres ; b) une zone claire finement striée, soit en travers, soit obliquement, ou presque longitudinalement ; c) une zone plus apparente, plus foncée et striée perpendiculairement à la direction de l'oviducte. Dans l'intervalle des stries, on observe les orifices des glandes. La glande nidamentaire fournit la coque protectrice de l'œuf et sert en même temps de moule pour cette coque.

Gerbe (1872) est le premier qui reconnaît que la glande nidamentaire sécrète non seulement la coque, mais aussi l'albumine. Avant lui, on croyait que l'albumine était sécrétée dans la trompe. L'auteur décrit la glande nidamentaire des Raies comme composée de plusieurs ordres de tubes glandulaires : a) les uns simples, assez courts, presque droits, rangés côte à côte ; ils sont placés tout à fait au débouché du conduit tubulaire et y simulent deux coussinets de médiocre épaisseur ; b) les autres plus longs, plus épais, plus flexueux, souvent dichotomisés, constituent la plus grande partie de la masse glanduleuse. Les premiers fournissent l'albumine proprement dite, les seconds fournissent le mucus formateur de la coque et tous versent leurs produits dans la cavité de la glande, mais sur des zones (trois au moins) bien distinctes. De la disposition de la glande l'auteur conclut que, dans l'intérieur de celle-ci, les mouvements de

rotation du globe vitellin sont impossibles. Le globe vitellin doit se tourner sur son axe, avant d'arriver dans la glande et pendant ce temps il reçoit la membrane chalazifère. La production de l'albumine et de la coque est simultanée ou à peu près.

Perravex (1884) décrit dans la glande nidamentaire de *Scyllium canicula* et *Scyllium catulus*, trois parties qui se différencient sur des coupes longitudinales par des colorations diverses qu'elles prennent sous l'influence du picrocarminate. La partie moyenne serait destinée à la formation de la coque. Elle se compose d'une série de lames placées les unes à côté des autres à la façon des lames d'un volet et entre lesquelles viennent s'ouvrir une quantité considérable de cæcums glandulaires qui y déversent la matière constitutive de la coque. La structure stratifiée de la coque est due à cette disposition des lames transversales qu'on trouve dans la région moyenne. L'œuf entr'ouvrant la partie supérieure de la glande, prend sa couche d'albumine ; mais, pendant ce temps, les deux parois de la région moyenne n'étant pas écartées l'une de l'autre, ne laissent passer la matière cornée qui suinte entre les lames que sur leurs deux bords et l'obligent ainsi à s'étirer de chaque côté dans un espace presque cylindrique et à s'étirer en fil. L'œuf arrivant dans la partie moyenne, l'écartement des parois permet aux lames de se relever et la matière glissant entre elles, donne des feuillets cornés qui s'emboîtent les uns dans les autres et se soudent. Dès que l'œuf a pu franchir le col inférieur de la glande et pénétrer dans l'utérus, le phénomène inverse va se produire. Sur l'influence de son élasticité, la glande revient sur elle-même, applique l'une sur l'autre les surfaces planes et par cela même rabat les lames sur les ouvertures des tubes glandulaires, excepté dans les deux régions externes, dans les lumières cylindriques qui mouleront la matière suivant deux longs fils.

Henneguy (1893) fait l'histologie des tubes de la région albuminipare et de la région coquillière de la glande nidamentaire de *Scyllium*. Ces tubes sont formés d'une paroi propre anhiste, à la face interne de laquelle sont appliquées de grandes cellules

prismatiques à noyau périphérique et entre ces cellules sont enchâssées des cellules très étroites à noyau central et portant des cils vibratils qui occupent la lumière des tubes. Les cellules de la région albuminipare sont transparentes et remplies par un fin réticulum protoplasmique. Les grandes cellules de la région coquillière sont bourrées de granulations réfringentes insolubles dans la potasse et se colorant fortement par le vert de méthyle. Sur une coupe longitudinale on observe entre la région albuminipare et la région coquilliere, une zone intermédiaire étroite.

Nous voyons donc que jusqu'à Gerbe, on croyait que la glande nidamentaire ne sécrétait que la coque de l'œuf et que l'albumine était sécrétée par l'épithélium de la trompe. Les différentes zones de la glande ne concordent pas dans la description des différents auteurs. Ce fait tient, d'une part, à ce qu'il y a des différences suivant les espèces et surtout parce que la disposition des zones qu'on observe à la face interne de l'oviducte, ne coïncide pas avec la disposition qu'on observe dans l'épaisseur de la paroi de celui-ci. Je dois d'abord dire que la première zone interne (à stries longitudinales) décrite par Vogt et Pappenheim appartient à la partie inférieure de la trompe ; la glande nidamentaire chez *Raia clavata* et chez toutes les autres Raies, commence par la zone à stries obliques. Il en est de même pour la première zone interne décrite par Bruch.

Malgré les différences que j'ai indiquées, je crois que d'une manière générale, on peut décrire la glande nidamentaire de la manière suivante : « une glande composée de deux moitiés : l'une dorsale, l'autre ventrale ; la première plus développée du côté droit, l'autre plus développée du côté gauche. On distingue dans chaque moitié de la glande deux zones : I, une zone supérieure sécrétant l'albumine ; et II, une zone inférieure sécrétant la substance cornée de la coque, et, dans chacune de ces zones une partie externe composée de tubes sécréteurs et un appareil lamelleux interne qui sert à recevoir, conduire et disposer le produit de la sécrétion. » J'ai donné cette description dans une communication précédente (1904) et j'ai

ajouté que : « les glandes de la partie inférieure de la deuxième zone sécrètent de la mucine qui, en se déversant à la surface de la coque, rend plus facile le glissement dans l'intérieur de l'oviducte. » Je ne crois pas nécessaire de distinguer une zone à part pour ces glandes, pas plus que pour la zone intermédiaire observée par HENNEGUY.

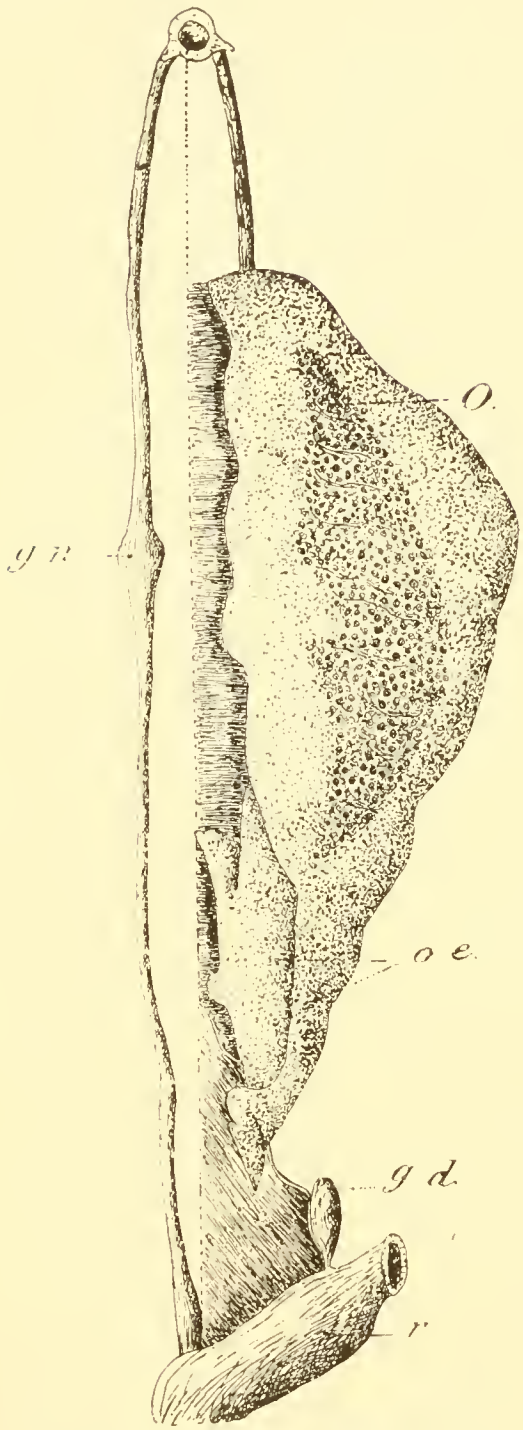


FIG. 92. — *Scyllium catulus*, femelle non adulte; 0,m.72. Aspect de l'oviducte droit et de l'ovaire (2/3).

Pour plus de détails, je prends comme exemple la glande nidamentaire des Roussettes (*Scyllium canicula* et *S. catulus*) (fig. 92 et 93). La glande se présente sous la forme d'un renflement ovalaire, dont l'extrémité inférieure est plus amincie. Ce renflement est continu dans la partie supérieure ; au contraire, dans la partie inférieure, il est interrompu sur les côtés latéraux. A ce niveau, la glande apparaît divisée en deux moitiés : l'une dorsale, l'autre ventrale séparées par deux bandes qui se terminent par de petits coins. Dans la partie supérieure de la glande, faisant immédiatement suite à la trompe, sur une zone circulaire étroite, la couleur est d'un blanc transparent : c'est le niveau des glandes albuminipares. La couleur du reste de la glande, qui correspond aux tubes sécrétant la substance cornée, est d'un blanc opaque légèrement jaunâtre. Donc,

à l'extérieur, on distingue deux zones dans la glande et on la voit divisée incomplètement en deux moitiés. Si on ouvre la glande, on constate qu'à la surface interne, la première zone se présente sous la forme d'une bande circulaire ininterrompue. A la partie supérieure, faisant suite aux plis longitudinaux de la trompe, la muqueuse interne présente d'abord quelques plis circulaires ; puis dans tout le reste de la première zone, les plis sont obliques et se dirigent vers les deux coins de la glande. Dans la zone inférieure la glande apparaît nettement divisée en deux moitiés. On observe d'abord une bande striée transversalement. Les deux bandes : dorsale et ventrale, sont séparées par deux sillons qui se terminent par de légers enfoncements en forme de coins dans la partie inférieure de la première zone. On observe, en outre, sur chaque bande, à droite pour la supérieure et à gauche pour l'inférieure, un enfoncement semi-lunaire et, entre celui-ci et le sillon une région triangulaire très réduite. A la partie inférieure de la bande

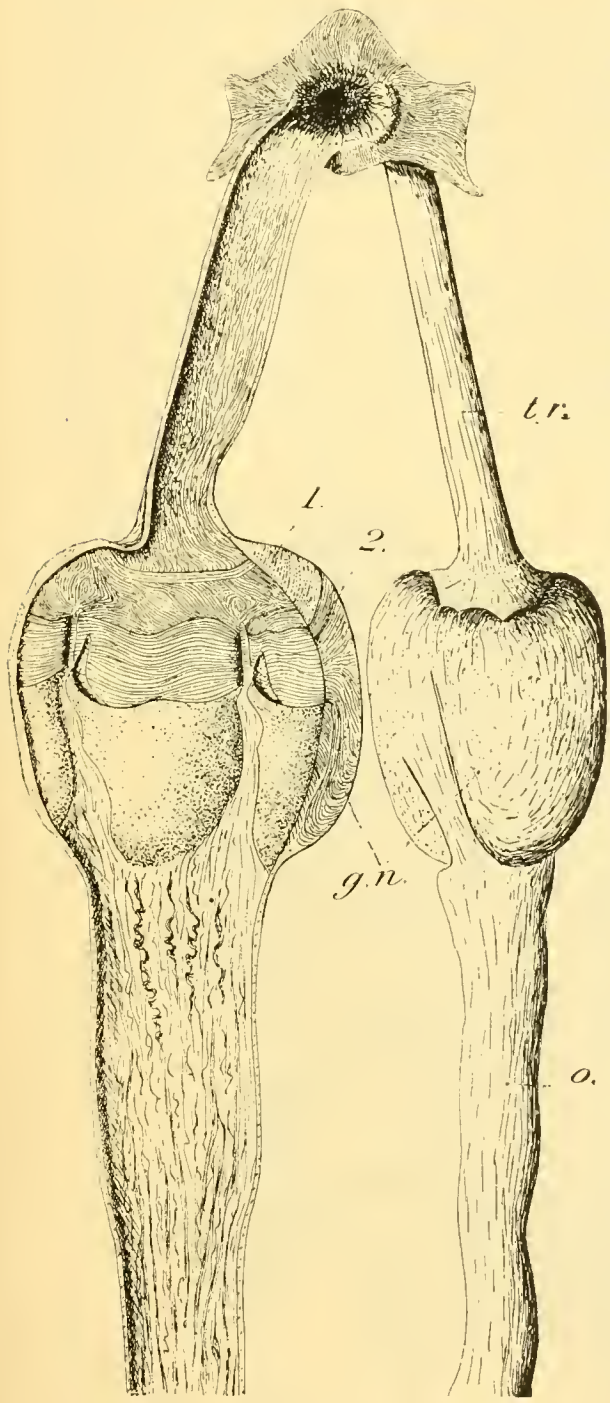


Fig. 93. — *Scyllium catulus*, femelle adulte, 1 m. Aspect des oviductes (2/3); La partie inférieure des utérus n'est pas dessinée. Les chiffres 1 et 2 indiquent les deux zones de la glande nidamentaire.

transversale, on observe un léger enfoncement transversal ; au-dessous de celui-ci, les plis sont de plus en plus réduits de sorte que la muqueuse est lisse dans la partie inférieure de la glande. L'épaisseur de la glande est plus prononcée, pour chaque moitié, au-dessous de l'enfoncement semi-lunaire et s'atténue légèrement de l'autre côté.

Dans une coupe sagittale de la glande, on constate que les tubes glandulaires qui s'ouvrent au niveau de la bande transversale sont très développés dans le sens de la longueur de l'oviducte ; ils empiètent sur leurs congénères de la région inférieure d'une part, et

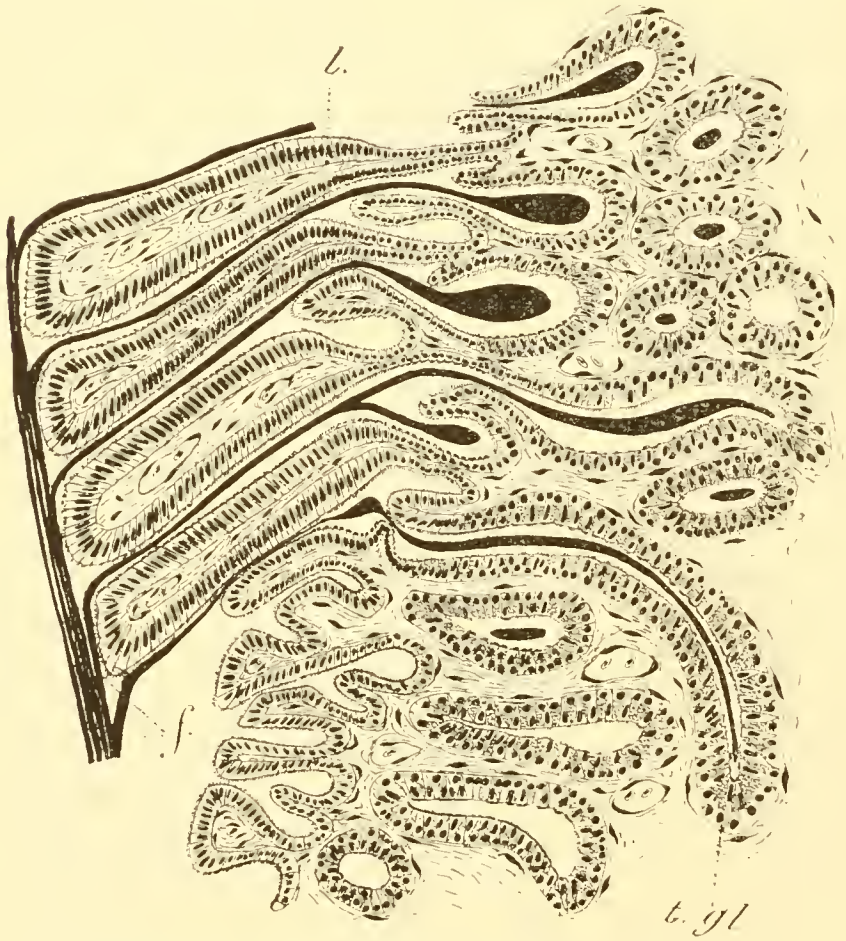


Fig. 94. — Fragment d'une coupe longitudinale par la deuxième zone de la glande nidamentaire chez *Scyllium*, montrant les filaments de sécrétion.

d'autre part, empiètent aussi, quoique légèrement sur ceux de la première zone. Les plis internes de la muqueuse ont la forme de lamelles. Ces lamelles sont peu développées au niveau de la pre-

mière zone et dans la partie inférieure de la deuxième zone. Elles sont typiquement différenciées dans la partie supérieure de la deuxième zone (bande transversale). Les lamelles sont horizontales et parallèles entre elles. Elles sont très étroites à la base, où l'épithélium des deux faces est presque en contact ; vers l'intérieur elles deviennent plus larges et sont remplies de tissu conjonctif avec des dilatations vasculaires. Tout l'épithélium est cilié, il est moins haut à la base des lamelles, où il est formé de cellules cubiques à noyau rond ; dans la partie dilatée des lamelles, l'épithélium est composé de cellules cylindriques à noyau allongé (fig. 94).

Les glandes s'ouvrent régulièrement : une série entre les bases des deux lamelles successives ; leurs ouvertures sont aplaties, obliques et parallèles. L'histologie des tubes sécréteurs des deux régions de la glande est celle décrite par Henneguy et je dois ajouter que la zone intermédiaire, composée d'une rangée de tubes situés entre la région albuminipare et la région coquillière, présente les caractères de la mucine. Il en est de même pour les tubes glandulaires peu développés de la partie inférieure de la deuxième zone. Dans des coupes, provenant du matériel fixé au sublimé acétique et surtout au formol picro-acétique de Bouin, colorées par l'hématoxyline Delafield et différenciées par une solution d'acide picrique dans de l'alcool, la zone intermédiaire est fortement colorée en bleu-violacé et résiste à la différenciation ; dans les mêmes coupes les tubes albuminipares sont presque incolores et dans la IIme zone les granules et les filaments de sécrétion cornée sont colorés en jaune. L'hématoxyline au fer ne colore pas la zone intermédiaire ; si après le traitement de celle-ci, on ajoute sur la lame de l'hématoxyline Delafield, elle se colore comme dans le premier cas. Enfin cette zone intermédiaire se colore électivement en rouge par le mucicarmin de Mayer et en bleu par la thionine phénique de Nicolle. Les tubes mucipares de la partie inférieure de la deuxième zone présentent les mêmes cacactères ; pourtant, les colorations dont nous venons de parler ne se produisent avec la même intensité que dans la zone intermédiaire. La sécré-

tion de la IIme zone est fortement colorée par l'hématoxyline au fer.

Comme Gerbe l'a déjà remarqué, la sécrétion de l'albumine et celle de la coque sont simultanées. La coque se forme de la partie inférieure vers la partie supérieure : d'abord les filaments inférieurs, puis la coque proprement dite qui se forme par zones ayant justement la largeur de la bande transversale, enfin les filaments supérieurs. On peut expliquer la forme de la coque, par les particularités de conformation de l'intérieur de la glande, au niveau de la partie supérieure de la deuxième zone. Nous pouvons très bien considérer la coque, comme étant composée de deux moitiés complémentaires : a) une moitié formée par la face dorsale avec la crête droite et b) l'autre moitié formée par la face ventrale avec la crête gauche. Les deux moitiés de la coque sont séparées à la partie supérieure et à la partie inférieure par des fentes allongées qui se trouvent du côté gauche sur la face dorsale et du côté droit sur la face ventrale. En comparant avec l'intérieur de la glande : les deux bandes transversales correspondent aux deux faces de la coque, les enfoncements semi-lunaires aux filaments et les petites régions triangulaires aux crêtes latérales. Aux sillons de séparation des deux bandes, correspondent les fentes de la coque ; elles n'existent pas au milieu de la coque parce que, pendant la sécrétion de cette partie, la glande étant en extension exagérée, le fond du sillon arrive au même niveau que le reste de la surface interne de la glande et la sécrétion est alors continue.

Les tubes glandulaires qui sécrètent la substance de la coque sont cylindriques ; mais vers leur ouverture, l'épithélium devient de moins en moins élevé ; il est alors cilié partout et la lumière des canaux devient de plus en plus aplatie, de sorte que les glandes arrivent à s'ouvrir par des fentes légèrement obliques et parallèles entre elles. La sécrétion à l'intérieur des tubes glandulaires s'écoule en filaments cylindriques ; ces filaments s'aplatissent à l'ouverture des glandes en petites lamelles triangulaires qui se touchent latéralement et se réunissent en formant une lame continue dans chaque

intervalle compris entre deux lamelles successives de la bande striée; de la superposition de ces lames successives résulte la coque stratifiée.

La structure stratifiée de la coque tient, d'une part, à la disposition régulière des ouvertures des glandes et d'autre part à l'appareil lamelleux. Perravex (1884) a observé déjà ce fait et expliqué la formation de la coque. Il considère l'arrivée de l'œuf comme indispensable pour le fonctionnement de la glande. Je ferai remarquer d'abord que les deux parois de la région moyenne sont toujours légèrement écartées l'une de l'autre. La coque commence à se former un peu avant que l'œuf soit descendu dans la glande ; or, ce faisant, l'œuf ne permettrait pas aux lamelles de se relever ; au contraire, il les rabattrait davantage. Le phénomène doit se passer d'une manière réflexe : l'œuf n'est qu'un stimulus qui le détermine. Tant que l'excitation n'est pas intense (commencement et fin du phénomène) la sécrétion n'est pas si abondante et la glande n'a pas une extension prononcée ; les lamelles sont presque appliquées les unes sur les autres, du moins dans une certaine région de leur surface, et elles empêchent que la sécrétion ne s'écoule entre elles. Alors celle-ci suinte entre leurs bases et s'écoule par les deux enfoncements semilunaires, sous la forme de filaments. Quand la glande est en extension, la sécrétion, plus abondante, s'écoule entre les lamelles, grâce à sa pression plus forte, en couches qui en se superposant, composent la coque. D'autres stimuli peuvent produire le même effet et il en résulte des coques contenant seulement de l'albumine, si l'excitation a été intense, ou seulement des filaments si l'excitation a été faible.

Voici des faits qui viennent à l'appui de ce que je viens de soutenir. J'ai observé un cas, où les œufs se trouvaient dans la partie inférieure des trompes, sans avoir encore pénétré dans les glandes nidamentaires ; or, dans celles-ci on observait que les filaments inférieurs et la partie inférieure de la coque étaient formés sur une hauteur de 0,cm.7. Souvent, j'ai vu des coques sans œufs contenant seulement de l'albumine et présentant le même aspect que les coques

contenant des œufs. On trouve aussi seulement des filaments, ou des filaments réunis par des lamelles minces de la même substance. Enfin, citons un cas de conformation anormale, tout à fait curieux, que j'ai observé l'année dernière (1904) et dont j'ai donné déjà la description. Chez une petite Roussette : *Scyllium canicula*, femelle adulte, dans l'oviducte droit, l'utérus se trouvait privé de cavité et la trompe se terminait en cul-de-sac du côté de la glande nidamentaire; celle-ci et l'oviducte proprement dit étaient normalement développés. Dans la cavité générale, j'ai trouvé quatre coques ne contenant que de l'albumine. Parmi celles-ci, deux, les plus remontées dans la cavité générale, présentaient une conformation un peu anormale. La première avait 4,cm.2 de longueur, exactement la distance entre la limite inférieure de la glande et l'utérus solide. Cette coque était recourbée du côté interne et sa partie supérieure était plus amincie que la partie inférieure. La deuxième coque avait 3,cm.7 de longueur : sa partie inférieure était très mince ; l'albumine occupait la partie supérieure plus renflée. Les filaments supérieurs étaient normalement développés ; mais au lieu de filaments inférieurs, on observait deux appendices aplatis. Les deux autres coques étaient normalement développées. J'ai observé dans l'oviducte proprement dit une déchirure du côté interne, par laquelle la dernière coque était encore engagée par son extrémité supérieure et les filaments correspondants. Dans les deux glandes, on observait des filaments complètement formés. On ne trouvait aucun ovule de tombé dans la cavité générale ou qui fut engagé dans les trompes. L'oviducte gauche et l'ovaire étaient normalement développés.

Le fait s'est passé sans doute de la manière suivante. On sait que chez les Roussettes, les ovules étant mûrs par deux, s'engagent chacun en même temps dans l'un des oviductes, sont fécondés, s'enveloppent simultanément de produits accessoires, l'albumine et la coque, et descendent dans les deux utérus pour être expulsés. Or, comme du côté droit, il y avait solution de continuité entre la trompe et la glande nidamentaire, les œufs ont été expulsés seulement par

l'oviducte gauche. Mais pendant ce temps, la glande nidamentaire du côté droit, normalement développée, a fait ce qu'elle devait faire : elle a sécrété de l'albumine qui a été recouverte par des coques. La première coque a occupé d'abord l'oviducte proprement dit jusqu'à sa partie inférieure limitée par le cordon solide (utérus rudimentaire). La deuxième coque a été gênée pendant la formation de sa partie inférieure ; étant arrêtée dans sa descente par l'autre coque, elle s'est enfoncée au dessous de l'extrémité supérieure de la première. Par suite de la pression, une déchirure s'est produite du côté interne de l'oviducte proprement dit ; la première coque est sortie par cette ouverture et alors la deuxième a développé normalement sa partie supérieure.

Les tubes glandulaires qui s'ouvrent au dessous de la bande transversale sont de plus en plus réduits. Ils présentent d'abord les mêmes caractères que les tubes qui s'ouvrent entre les lamelles de la bande transversale. Vers la partie inférieure de la glande, ces tubes sécrètent de la mucine. Celle-ci, en se déversant à la surface de la coque, rend plus facile le glissement dans l'intérieur de l'oviducte. Quant à la mucine sécrétée par la rangée de tubes glandulaires située entre la première et la deuxième zone, il est possible que ce soit elle qui ferme les fentes de l'ouverture supérieure de la coque pendant le premier développement de l'œuf.

L'épithélium sécréteur est plus haut pendant le fonctionnement de la glande ; mais les cellules sécrétrices ne se détruisent pas complètement pendant la sécrétion ; elles se reforment par leur base.

La forme de la coque de l'œuf chez les Raies et les Roussettes est bien connue (fig. 95). J'insiste sur les fentes et l'ouverture de la coque ; l'ouverture est inférieure dans la coque des œufs de Raies, supérieure chez celle des Roussettes. Les fentes et l'ouverture sont fermées pendant la première période du développement par une substance que Vicq-d-Azyr a appelée gluten et qui est très probablement une mucine. Pendant les premiers mois du développement, l'eau ne pénètre pas dans la coque, mais des échanges osmotiques

sont possibles. En mettant des œufs de *Scyllium* ou de *Raia* dans de l'eau douce, ils se gonflent énormément. Au fur et à mesure que le développement s'avance, la substance qui obstrue les fentes disparaît et l'eau de mer a libre accès dans la coque.

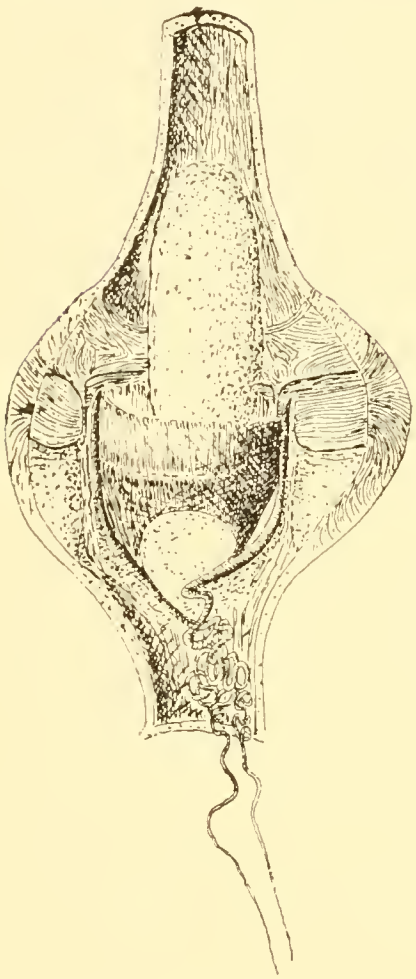


Fig. 95. — *Scyllium canicula*. Glande nidamentaire ouverte, montrant la coque de l'œuf en formation.

Chez *Acanthias vulgaris*, la glande nidamentaire se présente sous la forme d'un renflement annulaire de l'oviducte, situé au niveau de l'extrémité inférieure de l'ovaire. A l'intérieur, on constate que les deux moitiés dorsale et ventrale, sont séparées par des enfoncements longitudinaux peu prononcés. La surface interne de la glande présente des stries transversales, légèrement obliques, sur toute sa surface. Par des coupes, on constate que les tubes glandulaires sont moins développés que chez les Roussettes ; ils ont une disposition radiaire dans la paroi de la glande (fig. 96, A). Les lamelles sont typiquement développées dans la partie moyenne

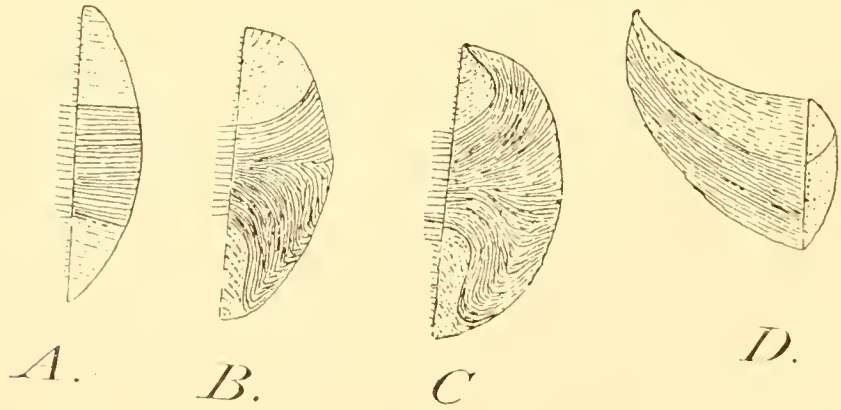


Fig. 96. — Figures schématiques, montrant l'arrangement des tubes sécréteurs de la glande nidamentaire chez *Acanthias* (A), *Scyllium* (B), *Raia* (C) et *Mustelus* (D).

de la glande correspondant aux tubes sécréteurs de la coque. Ces tubes n'empiètent ni sur les tubes glandulaires de la première zone, ni sur les tubes glandulaires de la partie inférieure de la glande. Les uns et les autres de ces derniers sécrètent de la mucine. L'albumine de l'œuf présente plutôt les caractères d'une mucine que d'une albumine proprement dite. La zone albuminipare a 4 mm. de longueur et 3 mm. d'épaisseur ; la zone coquillière à 3 mm. de longueur et 3 mm. d'épaisseur. La partie inférieure de cette dernière zone sécrétant de la mucine a 4 mm. de longueur et 1-2 mm. d'épaisseur, les tubes glandulaires de cette dernière partie de la glande sont plus développés d'un côté pour chaque moitié de la glande. Les dimensions de la glande, de même que celles des tubes glandulaires et la hauteur de l'épithélium de ceux-ci varient suivant que les ovules sont peu développés ou qu'ils sont prêts à descendre dans les oviductes. Dans le dernier cas, le diamètre des tubes glandulaires est d'environ 0,mm.11 et la hauteur de l'épithélium 0,mm. 026 ; dans le premier cas, les tubes ont un diamètre de 0,mm.08 et l'épithélium a 0,mm.02 de hauteur.

Chez *Torpedo*, la glande nidamentaire peu développée forme des plis entre la trompe et l'utérus ; les tubes glandulaires sont courts.

Chez *Squatina angelus*, la glande nidamentaire présente à peu près la même forme que chez *Acanthias vulgaris*, mais elle est un peu plus développée ; la zone albuminipare a 1 cm. de longueur et 0,cm. 5 d'épaisseur ; la zone coquillière 0,cm. 5 de longueur et 0,cm. 4 d'épaisseur. A l'intérieur de la glande, on constate des plis transversaux ou lamelles également développés au niveau de deux zones. Les tubes glandulaires présentent la même disposition que chez *Acanthias*. L'albumine sécrétée par la première zone présente plutôt les caractères d'une albumine proprement dite que d'une mucine, elle se colore très faiblement par l'hématoxyline Delafield et par le mucicarmin.

Chez *Galeus canis*, *Mustelus vulgaris* et *Carcharias glaucus*, les tubes glandulaires des deux zones se développent davantage dans le

plan de la largeur de l'oviducte et vers le haut. Ils entraînent à droite et à gauche la paroi de l'oviducte, formant ainsi deux cônes dont les glandes occupent la partie supérieure. Comme une moitié de la glande est plus développée du côté droit et l'autre plus développée du côté gauche, il n'est pas étonnant que l'on observe une torsion, inverse à droite de ce qu'elle est à gauche.

Les côtés les plus développés font saillie à l'intérieur (fig. 97). La direction générale des tubes glandulaires est à peu près parallèle aux plis lamelleux de la surface interne. L'albumine sécrétée par la première zone est une albumine proprement dite, de la même manière que chez les Roussettes ; entre la première et la deuxième zone on observe aussi une rangée de tubes qui sécrète la mucine. Les tubes de la partie inférieure de la deuxième zone, qui sécrètent de la mucine, sont peu développés.

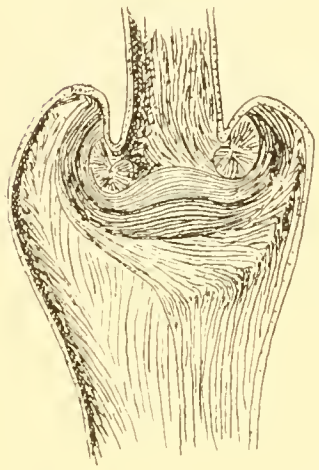


Fig. 97. — Aspect interne de la glande nidamentaire de *Galeus canis*.

J'ajoute les observations suivantes, pour donner encore un exemple de relation entre le développement de la glande et la maturité des ovules. Ces observations portent sur deux femelles adultes de *Galeus canis*, ayant une longueur totale de 1,m.45. Chez une de ces femelles, l'utérus était occupé par des embryons en voie de développement ; dans l'ovaire on observait des ovules peu développés ; la glande nidamentaire avait 2,cm.8 de largeur, 1,cm 5—2cm de longueur, 1 cm. d'épaisseur et les tubes glandulaires environ 0,mm.07 de diamètre ; leur épithélium avait une hauteur de 0,mm.02—0,mm.03. Chez l'autre, les utérus étaient vides, mais l'ovaire présentait des ovules très développés ; la glande nidamentaire avait 3,cm.6 de largeur, 2,cm.—2.cm.5 de longueur et 1,cm.6 d'épaisseur ; les tubes glandulaires avaient un diamètre de 0,mm.10—0,mm.11 et leur épithélium sécréteur une hauteur de 0,mm.04 – 0,mm.05.

Chez les Raies (observations sur *Raia clavata*, *R. punctata*,

R. macrorhynchus, *R. mosaïca*, *R. microcellata* et *R. naevus*) la glande nidamentaire est très développée. Chez les adultes de *R. macrorhynchus*, les deux glandes nidamentaires pèsent environ 750 gr. La glande a la forme d'un croissant dont les extrémités seraient arrondies et la concavité dirigée vers le haut. Cette forme est due au grand développement des tubes sécréteurs de la deuxième zone. Ceux-ci empiètent fortement non seulement sur leurs congénères de la partie inférieure de la glande, mais aussi sur ceux de la première zone qu'ils recouvrent à droite et à gauche. A l'intérieur, on observe à peu près la même disposition que chez *Scyllium*. Ce qui est caractéristique pour les Raies, c'est que toute la première zone sécrète de la mucine.

J'ai constaté donc que chez les Elasmobranches, il y a des variations en ce qui concerne la nature de l'albumine sécrétée par la première zone de la glande nidamentaire. On peut comparer ce fait aux observations de Tarchanow et de Lataste sur l'albumine de l'œuf des Oiseaux. Tarchanow (1889) observe que l'œuf des Oiseaux dont les petits éclosent à un état très développé, comme par exemple l'œuf de poule, possède de l'albumine ordinaire ou du blanc d'œuf. Mais chez les Oiseaux dont les petits à l'éclosion ont un développement incomplet (pigeons, moineaux, corbeaux), l'œuf possède une albumine particulière qui reste transparente après coagulation par la chaleur et qui est apte à s'imbiber et à se gonfler dans l'eau ; il l'appelle tataalbumine ou tatablanc. Ces deux espèces d'albumine sont généralement liées, parce que le tatablanc se transforme facilement en blanc d'œuf ordinaire sous l'influence du jaune d'œuf. Lataste montre que cette albumine particulière existe aussi, en proportion notable, dans le blanc d'œuf de poule et elle paraît n'être autre chose que du mucus. L'auteur cite des exemples fréquents de substances chimiquement distinctes, quoique voisines et très semblables d'aspect, qui sont simultanément sécrétées par les mêmes glandes. Pour les Elasmobranches, chez *Acanthias* et chez les *Raies*, le blanc d'œuf est formé exclusivement par de la

mucine, chez les autres par de l'albumine proprement dite et de la mucine.

Chez *Trygon vulgaris*, l'oviducte droit est rudimentaire; partant du pavillon on voit un tube étroit jusqu'à la partie inférieure où il est un peu plus large: il n'y a pas de glande nidamentaire indiquée. Redeke (1899) attribue l'atrophie de cet oviducte au développement énorme de l'intestin spiral. L'oviducte gauche est bien développé; la glande nidamentaire se trouve à la partie supérieure de l'utérus, l'oviducte proprement dit n'étant pas indiqué.

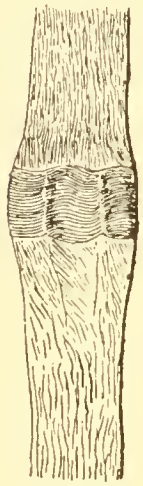


Fig. 98.—*Squatina angelus*, femelle jeune, 1 m. Aspect de la face interne de l'oviducte, à l'endroit où se développera la glande nidamentaire.

Développement de la glande nidamentaire. Chez les embryons avancés et chez les animaux jeunes, la glande se présente sous la forme d'un léger renflement de l'oviducte, tapissé à l'intérieur par un épithélium cylindrique simple. Les éléments de cet épithélium prolifèrent activement et alors la surface présente des plis (fig. 98). Dans ces plis, les parties saillantes vers l'intérieur nous représentent les lamelles et les parties profondes les ébauches des glandes. Les glandes se forment par bourgeonnement; elles s'allongent par leur fond et se dichotomisent. Elles ont un développement différent dans les deux zones et un arrangement différent suivant les espèces. Les tubes glandulaires n'acquièrent les caractères spéciaux que chez l'animal adulte. L'épithélium est d'abord simple et cilié. On constate une multiplication des cellules et une différenciation de celles-ci : les unes deviennent plus profondes et les autres plus superficielles. Le noyau des premières devient arrondi et occupe la base de la cellule ; dans les cellules superficielles, il est allongé et central. Les premières sont les cellules sécrétrices qui perdent leurs cils par suite de l'expulsion du produit de sécrétion. Les tubes glandulaires commencent par être uniformes; les tubes mucipares se différencient d'abord et ensuite les autres. Les lamelles

se développent typiquement entre les ouvertures des glandes coquillières; c'est surtout au développement de ces glandes qu'est due la forme de la glande.

Vascularisation. Les glandes nidamentaires reçoivent des branches artérielles qui proviennent des artères segmentaires qui se trouvent à leur niveau. D'habitude, ce sont la septième, la neuvième et la onzième artères segmentaires qui, après avoir fourni des branches aux corps surrénaux correspondants, se dirigent vers la glande. La première de ces artères donne une branche pour la partie supérieure de la face ventrale de la glande et une autre pour la trompe. La deuxième se dirige à la partie supérieure de la face dorsale de la glande. La troisième, la plus importante, donne quatre troncs; deux pour la partie inférieure de la glande, et deux autres qui descendent le long de l'oviducte, d'un côté et de l'autre de celui-ci et deviennent les artères utérines (voir fig. 75).

3) *L'oviducte proprement dit.* Cette région présente partout la même structure. La tunique fibro-musculaire est régulièrement disposée en une couche externe longitudinale et une couche interne circulaire. La muqueuse présente des plis à l'état de repos. Ces plis sont tapissés par un épithélium composé de cellules étroites et allongées, à noyau basal et qui sécrètent du mucus chez l'animal adulte; vers la partie supérieure, il y a aussi des cellules ciliées (fig. 99 et 100). Voici des chiffres pour l'épaisseur des différentes couches : chez un *Scyllium canicula* presque adulte, cette partie de l'oviducte vait 4mm. de largeur; la tunique péritonéale avait 0,mm.03—0,mm.04 d'épaisseur ; la couche fibro-musculaire longitudinale 0,mm.64; la couche fibro-musculaire circulaire 0,mm.37 et la muqueuse 0,mm.03.

4) *L'utérus.* Cette partie présente des différences de structure, suivant qu'il s'agit d'Elasmobranches ovipares ou vivipares. Chez les premiers, la tunique fibro-musculaire est relativement plus développée que chez les seconds et l'épithélium de la muqueuse est stratifié; chez les seconds, la tunique fibro-musculaire est moins déve-

loppée, l'épithélium de la muqueuse est simple et au-dessous de celle-ci, il y a des dilatations vasculaires en grand nombre.

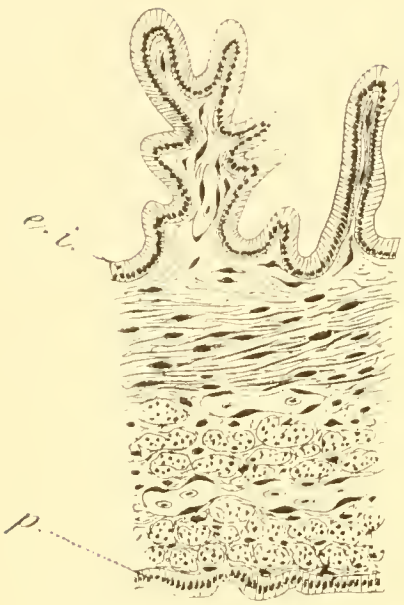


Fig. 99. — *Scyllium canicula.* Coupe transversale par la paroi de l'oviducte proprement dit.

Fig. 100. — *Scyllium canicula.* Aspect de l'épithélium tapissant l'oviducte proprement dit.

Chez *Scyllium* et *Raia*, l'épithélium de la surface interne de l'utérus est stratifié et formé de cellules cubiques ou allongées, à noyau basal ; le cytoplasme est périphérique et l'intérieur de la cellule se remplit d'une sécrétion voisine de la mucine ; ces cellules présentent au premier abord l'aspect de cellules végétales. La tunique fibro-musculaire est très développée ; elle a une épaisseur de 1.mm. dans l'utérus de la Roussette adulte et est formée par une couche longitudinale externe et une couche circulaire interne (fig. 101 et 102).

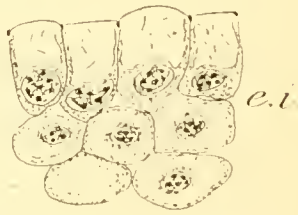


Fig. 102. — *Scyllium canicula.* Aspect de l'épithélium qui tapisse l'utérus.

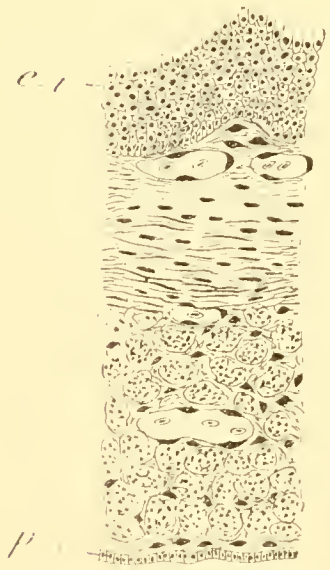


Fig. 101. — *Scyllium canicula.* Coupe transversale par la paroi de l'utérus.

Parmi les espèces vivipares que j'ai observées, *Torpedo marmorata*, *Acanthias vulgaris et Trygon vulgaris* présentent des villosités utérines, observées et décrites déjà par Leydig (1851). Je donne une coupe par une villosité de l'utérus d'*Acanthias* (fig. 103).

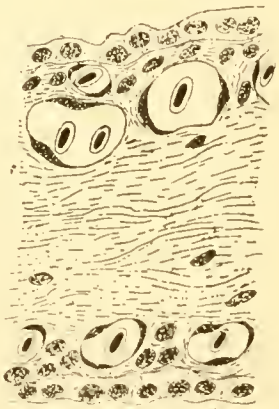


Fig. 103. — *Acanthias vulgaris.* Coupe par une villosité utérine.

Chez *Mustelus vulgaris* et *Galeus canis*, la muqueuse utérine présente des plis très extensibles qui entourent les œufs, chacun à part en des compartiments distincts. La coque de l'œuf est en contact très intime avec la muqueuse. Chez *Squatina* il n'y a pas de plis.

Les relations entre la muqueuse utérine et le fœtus sont plus intimes chez *Mustelus laevis* et chez *Carcharias* (Vivipara cotylophora). Le placenta est formé par les enfoncements des plis du sac vitellin dans des dépressions correspondantes de la muqueuse utérine : les deux catégories de plis sont séparées seulement par la coque mince de l'œuf. Tandis que d'après I. Müller et Leydig, les deux feuillets du sac vitellin persistent dans les cotylédons placentaires, Meurdorf (1891) observe que les couches du cordon vitellin se continuent sur le sac vitellin, mais dans les endroits où le placenta fœtal se développe, le feuillet externe du sac vitellin disparaît, de sorte que le feuillet interne vasculaire est en relation plus intime avec le placenta utérin, étant séparé de celui-ci seulement par la membrane coquillière fine.

Je rappelle encore des observations très intéressantes en ce qui concerne le mode de génération de ces animaux. Parker (1890) a observé que chez *Mustelus antarcticus* l'œuf se développe dans une partie fermée de l'utérus; l'embryon est entouré de la membrane cuticulaire mince et celle ci est entourée par la muqueuse utérine (pseudoamnion); la cavité du sac se remplit d'un liquide qui contient de l'urine. Alcock (1890) observe un véritable placenta chez *Carcharias melanopterus*, *C. Dussimierii* et chez *Zygaena Blachii*; chez *Trygon Bleekeri* et chez *Myliobatis Nieuhofii* il n'y a pas de placenta, mais la surface interne de l'utérus possède des papilles et des glandes qui sécrètent un liquide albumineux, lequel sert de nourriture à l'embryon.

QUATRIÈME PARTIE.

Le système uro-génital des Vertébrés dans ses rapports avec celui des Elasmobranches.

On admet dans l'évolution de l'appareil excréteur des Vertébrés, la succession de trois appareils distincts qui se remplacent l'un après l'autre ;

a) le pronéphros ou rein précurseur ;

b) le mésonéphros, rein primordial ou corps de Wolff.

c) le métanéphros ou rein définitif.

Le pronéphros est transitoire chez tous les Vertébrés ; le mésonéphros est l'appareil excréteur définitif des Anamniotes et le métanéphros est celui des Amniotes.

Pour moi, je ne vois là qu'un même appareil qui se perfectionne et se modifie successivement (*holonéphros*) ; cependant, je conserverai ces dénominations dans l'exposé qui fait suite.

Acraniens. — Plusieurs auteurs rangent *Amphioxus* parmi les Vertébrés et considèrent les *tubes néphridiens* de Boveri comme les homologues du pronéphros. Ces tubes ont chacun la forme d'un T dont la branche horizontale possède plusieurs orifices dans la cavité générale dorsale ; la branche verticale s'ouvre par un seul orifice dans la cavité péribranchiale ; on appelle aussi ces organes canalicules rénaux ; ils en sont pourtant bien différents. L'orifice externe est appelé *néphropore*, et les orifices internes néphrostomes. Les tubes sont tapissés par un épithélium composé de petites cellules cubiques, mais les cellules de la lèvre médiane des néphrostomes sont des solénocytes semblables à ceux des Polychaetes. Boveri, à qui revient l'honneur d'avoir mis en évidence cet appareil excréteur chez *Amphioxus*, décrit aussi des glomérules. Ce sont des réseaux capillaires en rapport avec les organes excréteurs. Ces réseaux sont formés par le vaisseau cœlomique de l'arc branchial primaire et par

le vaisseau axillaire externe de l'arc branchial secondaire. Goodrich croit que les orifices néphrostomiques de Boveri n'existent pas. Schneider et Felix se prononcent pour leur existence. Il est inutile d'insister sur le fait que les glomérules en question sont différents des glomérules du rein et que les organes excréteurs de l'Amphioxus ressemblent davantage à des néphridies qu'à des canalicules rénaux. Les glandes génitales sont des glandes métamériques attachées de chaque côté du plan médian de la voûte de la cavité péribranchiale ; elles dérivent du gonotome et font saillie dans la cavité péribranchiale : les produits génitaux tombent dans celle-ci et sont éliminés par le pore abdominal.

Cyclostomes. — Aussi bien par la conformation de l'adulte que par le mode de développement de l'embryon, il y a des différences entre les Myxinoïdes et les Pétromyzontes.

a. *Myxinoïdes.* — Voici les données qu'on trouve sur l'appareil excréteur de ces animaux :

Le rein des adultes se compose de deux parties : 1) une zone craniale appelée pronéphros, et qui n'est pas un rein fonctionnel ; 2) une zone caudale appelée mésonéphros et qui est le rein fonctionnel. Les deux parties sont réunies par une zone intermédiaire tout à fait étroite.

La zone craniale est un petit corpuscule formé de canalicules transversaux, parmi lesquels deux ou trois seulement débutent par un pavillon dans la cavité péricardique. Ces canalicules se terminent à leur autre extrémité dans un tissu lymphoïde particulier (strittige Gewebe, Maas), situé entre l'épithélium cœlomique et un sinus veineux. Ce tissu lymphoïde se prolonge du côté distal par un cordon mince (zone intermédiaire) jusqu'au rein caudal. Dans la partie terminale du rein cranial, on décrit un glomérule particulier. Il aurait la valeur d'un glomérule externe. Chez les jeunes animaux, ce glomérule n'est pas entouré d'une capsule ; ce n'est que plus tard qu'un compartiment de la cavité générale s'individualise autour de lui. Il communique d'abord avec le reste de la cavité générale par

une ouverture qui disparaît ensuite. D'après Maas, ce glomérule serait un glomérule composé ou glomus.

La zone caudale est composée de canalicules transversaux qui commencent par un corpuscule de Malpighi et s'ouvrent obliquement dans l'uretère primaire. Le développement n'étant encore qu'incomplètement connu, il n'est pas certain que les deux zones craniale et caudale aient la même valeur et représentent le pronéphros, ou que la zone craniale soit le pronéphros et la zone caudale le mésonéphros. Nous n'avons pas de données sur la manière dont les canalicules ont perdu leur communication avec la cavité générale ainsi, que sur le mode de formation des corpuscules de Malpighi.

Félix (1904) considère le tissu lymphoïde du rein cranial comme des glomérules internes du pronéphros confondus. Les canalicules ont alors la valeur des canalicules néphrostomiques, le tissu lymphoïde représente les loges internes et leurs glomérules ; quant aux parties principales des canaux du pronéphros faisant suite aux loges internes, elles ne se seraient pas développées. Je ne puis émettre aucun avis sur la valeur de cette comparaison. Je préfère prendre les faits tels quels et me borner à constater que les évaginations cœlomiques qui représentent l'origine de l'uretère primaire forment ensuite du tissu lymphoïde.

D'après Price (1896), le système rénal entier de *Bdellostoma Stouti* L. est simple et métamérique. Il se développe de la manière suivante : d'une part, un cordon continu se forme aux dépens de la somatopleure ; ce cordon qui sera l'uretère, *s'épaissit dans chaque segment*. D'autre part, apparaissent des évaginations de l'épithélium cœlomique qui se dirigent vers les épaississements du cordon. Parmi les huit ou neuf évaginations de la zone craniale, deux ou trois seulement restent en communication avec la cavité générale, tandis que les autres se terminent en cæcum des deux côtés. Ces canaux n'arrivent pas jusqu'à l'uretère ; ils s'entourent d'un tissu mésenchymateux épais qui provient par bourgeonnement de leurs terminaisons en cæcums élargis. Quant au tissu mésenchymateux, il perd

son caractère épithélial et devient un tissu lymphoïde. L'uretère s'atrophie dans la zone craniale. Le rein caudal se développe entre le trente-quatrième et le soixantième segments du corps. Il se dégage quelques faits très importants des travaux de Price. L'auteur n'accorde pas de valeur à la distinction entre un pronéphros et un mésonéphros et voit plutôt un même appareil : *holonéphros*. Pour lui, les ébauches de l'appareil excréteur de *Bdellostoma* peuvent représenter aussi bien le pronéphros que le mésonéphros ; l'un et l'autre se développent donc de la même manière et aux dépens de la même couche embryonnaire.

b. *Pétromyzontes*. — Dès les stades embryonnaires les plus jeunes, les pièces intermédiaires sont séparées des segments primordiaux. Dans treize des segments supérieurs, les pièces intermédiaires s'agrandissent et se transforment en vésicules. Parmi ces vésicules, les inférieures restent rudimentaires, tandis que cinq ou six supérieures forment des canaux qui se réunissent par leurs extrémités inférieures pour se continuer avec l'uretère primaire. La partie terminale de celui-ci dérive du mésoderme. Des cinq ou six canaux de chaque côté, il n'y en a que trois de bien développés ; ils représentent le pronéphros. Les glomérules sont représentés d'abord par des espaces sans parois qui se trouvent de chaque côté, entre les canaux et l'épithélium cœlomique ; ces espaces acquièrent secondairement une enveloppe péritonéale ; ils se confondent et forment le glomérule unique qui entre secondairement en relation avec l'aorte. Le glomérule proémine dans la cavité générale et la région de celle-ci qui l'avoisine se sépare presque complètement du reste de la cavité.

Le mésonéphros dérive de l'épithélium de la cavité générale. Il se forme d'abord un pli entre la veine cardinale postérieure et l'uretère primaire. Le long de ce pli, l'épithélium cœlomique s'épaissit en forme de cordon. Aux dépens des éléments des plis, se différencient des bourgeons qui sont la première indication de canalicules rénaux. Les bourgeons s'allongent et se réunissent avec l'uretère primaire.

Les canalicules rénaux se différencient par groupes. Les glomérules proviennent aussi d'épaississements de l'épithélium cœlomique. Ils apparaissent indépendamment de l'aorte et n'entrent que secondairement en relation avec celle-ci. Les différents glomérules se réunissent entre eux et forment un *glomus* ou glomérule pectiné.

Le développement du rein des Pétromyzontes diffère beaucoup de celui des Elasmobranches. Contrairement à ceux-ci, le pronéphros dérive d'une partie plus dorsale de la somatopleure que le mésonéphros ; ce fait nous indique que ce rapport de situation n'a aucune valeur.

Les organes génitaux des Cyclostomes sont impairs et dépourvus de canaux évacuateurs. Les produits sexuels sont éliminés par les pores abdominaux.

Téléostéens. Le pronéphros se compose de trois parties : un espace rétropéritonéal (loge du pronéphros) dans lequel proémine une dilatation vasculaire de l'artère mésentérique appelée glomérule interne ; un canal qui fait suite à cet espace et se continue avec la troisième partie qui est l'uretère. En dehors du glomérule interne, existe un glomérule externe intrapéritonéal : il proémine dans le sac cœlomique droit et reçoit des ramifications de l'artère vitelline. Ce glomérule ne subsiste que très peu de temps. D'après Félix (1897) le pronéphros tire son origine de quelques bourgeons solides formés par les deux feuillets de la cavité générale. Ces bourgeons se réunissent et se présentent comme un pli de la somatopleure. Ce pli sera divisé en deux : une partie dorsale qui sera l'uretère primaire et une partie ventrale qui sera la loge du pronéphros. Cette loge communique d'abord avec la cavité générale, mais elle perd ensuite cette communication et devient un espace rétropéritonéal. L'uretère primaire s'accroît en bas aux dépens du mésoderme.

Le mésonéphros se forme aux dépens d'un blastème embryonnaire, qui dérive de l'épithélium cœlomique. On a observé aussi un bourgeonnement de la paroi dorsale de l'uretère primaire, mais on n'insiste pas sur ce fait qui aurait pourtant de l'importance. Il y a aussi

des canalicules rénaux, en dehors de la cavité du corps, qui forment le rein caudal pour lequel s'est différencié un uretère secondaire. On aura le droit de considérer le rein caudal comme métanéphros.

Les uretères débouchent par un pore commun derrière l'anus. Les glandes génitales ne présentent pas des conduits évacuateurs propres. Chez un nombre restreint de Téléostéens (Anguilles, Salmonidés et Notoptères), les ovules sont éliminés par les pores abdominaux. Chez les autres Téléostéens la cavité des ovaires se continue en arrière en forme d'un tube évacuateur. Les testicules présentent toujours des conduits évacuateurs, mais qui n'ont rien de commun avec les uretères.

Ganoïdes. Le pronéphros est représenté au début par plusieurs canaux qui sont des évaginations de la somatopleure de quelques pièces intermédiaires. L'uretère primaire fait suite à ces évaginations et s'accroît en bas aux dépens du mésoderme. Les canaux du pronéphros présentent une partie initiale dilatée (loge interne) et une deuxième partie étroite qui se continue avec l'uretère. Une masse épithélioïde particulière est décrite comme glomérule du pronéphros. Elle possède des prolongements qui proéminent d'une part dans la cavité générale et d'autre part dans la loge interne : c'est donc un glomérule interne et externe. Cette masse épithélioïde est formée par un bourgeonnement de la paroi de la loge interne et de l'épithélium cœlomique. Une partie du cœlome dorsal, située entre le pronéphros et l'intestin, se délimite et forme une loge externe du pronéphros. Cette loge se confond plus tard avec la loge interne du premier canal du pronéphros, le seul qui persiste et dont la loge proviendrait de la réunion de toutes les autres loges internes apparues. En définitive, l'uretère primaire commence par un seul entonnoir dans la cavité générale.

Le mésonéphros commence à se former quelques segments en bas, à partir de l'entonnoir de l'uretère primaire et se continue jusqu'au cloaque. Les canalicules rénaux dérivent de masses cellulaires métamériques situées du côté médian et dorsalement par rapport à l'ure-

tère primaire ; aux dépens de ces masses se forment des vésicules et ces vésicules deviennent des tubes qui se réunissent à l'uretère primaire par une de leurs extrémités, tandis qu'à l'autre extrémité se différencie le corpuscule de Malpighi. Des canalicules néphrostomiques se développeraient comme évaginations des capsules de Bowman vers la paroi cœlomique. Je crois que ce dernier point a encore besoin de confirmation. Les néphrostomes disparaissent plus tard et ne persistent que chez *Amia*. Des canalicules secondaires se développent sur les côtés des primaires. Le rein est développé surtout dans la partie inférieure du tronc ; la partie supérieure est représentée par du tissu lymphoïde.

L'uretère primaire est employé à l'évacuation des produits génitaux. Chez l'Esturgeon il est divisé jusqu'à la moitié de sa longueur en canal de Müller et canal de Wolff ; sa partie terminale reste entière et se réunit avec celle de l'autre côté dans un sinus commun qui débouche dans le cloaque, entre les pores abdominaux ; le canal de Müller reçoit les produits génitaux aussi bien chez le mâle que chez la femelle et ces produits sont éliminés par l'uretère. Chez le Polyptère, il n'y a pas de pores abdominaux et les canaux de Müller sont complètement séparés jusque dans le méat génito-urinaire, où débouche également un court canal provenant de la réunion des deux uretères. La division de l'uretère primaire est un fait d'une grande importance : c'est pour la première fois que les produits génitaux sont éliminés par les voies urinaires ; cependant les modifications ayant pour cause ces rapports ne sont encore que peu accusées. Ce fait et les néphrostomes sont des points communs avec les Elasmobranches.

Dipnoï. Le pronéphros est représenté par deux évaginations de la somatopleure des pièces intermédiaires de deux segments supérieurs. Ces évaginations se continuent en arrière avec l'uretère primaire qui continue à s'accroître aux dépens du mésoderme. Il y a de chaque côté un glomérule externe qui proémine dans la cavité générale à côté de la racine du mésentère. Le mésonéphros dérive des masses cellulaires situées du côté interne et dorsal par rapport à

l'uretère primaire. Il n'y a pas de canalicules néphrostomiques ; la conformation définitive du système uro-génital ressemble à celle des Elasmobranches.

Amphibiens. Chez les Batraciens le pronéphros est représenté pendant la première période larvaire par deux ou trois canaux, résultant d'évaginations de la somatopleure des segments primordiaux. Il se forme d'abord un épaississement solide sur plusieurs segments et aux dépens de cet épaississement prennent naissance les évaginations. L'uretère primaire est une formation mésodermique, en continuité avec les canaux du pronéphros. Les canaux s'allongent et présentent des circonvolutions. Il existe un glomérule externe et une loge externe du pronéphros. Le glomérule provient d'un pli de la splanchnopleure qui proémine dans la cavité générale ; du côté interne, ce pli est formé par du tissu conjonctif embryonnaire. Les vaisseaux du glomérule apparaissent indépendamment de l'aorte et n'entrent que secondairement en relation avec celle-ci. Le pronéphros est entouré d'une capsule et des sinus veineux le pénètrent. La régression commence au début de la métamorphose ; les néphrostomes, la partie supérieure de l'uretère primaire et le glomérule s'atrophient successivement.

Le mésonéphros dérive d'un cordon néphrogène formé par l'épithélium coelomique. Dans le cordon se différencient des vésicules. Les vésicules s'allongent en canalicules qui par une de leurs extrémités entrent en relation avec l'uretère primaire, pendant qu'à l'autre extrémité se différencie le corpuscule de Malpighi. Des canalicules néphrostomiques se forment entre les canalicules rénaux et l'épithélium cœlomique. Des canalicules rénaux secondaires et tertiaires ne se développent que dans la partie inférieure du rein. Ils apparaissent dorsalement et du côté médian par rapport aux canalicules rénaux primaires. Ils dérivent d'un tissu rétropéritonéal dont on ne connaît pas l'origine et vont se réunir à la partie terminale des canalicules rénaux primaires. Chez les Urodèles nous rencontrons une disposition semblable à celle des Elasmobranches. Chez le mâle, la partie supé-

rieure du rein devient épididyme, le canal de Leydig devient canal déférent ; les canalicules collecteurs de la partie inférieure du rein se séparent du canal de Leydig et ne s'ouvrent qu'à la terminaison de celui-ci.

Chez les *Gymnophiones*, les canaux du pronéphros se développent comme évaginations de quelques pièces intermédiaires supérieures. Les parties terminales de ces évaginations se réunissent et se continuent en arrière avec l'uretère primaire. Celui-ci s'accroît aux dépens du matériel cellulaire formé par les évaginations. Les pièces intermédiaires elles-mêmes deviennent des loges internes du pronéphros. Entre ces loges arrivent des troncs aortiques qui forment des réseaux capillaires proéminant en partie dans la lumière des loges. Plus tard, les loges s'éloignent de leur point de formation et ont une situation rétropéritonéale.

D'après Brauer (1902) le mésonéphros se développe ainsi : les pièces intermédiaires se séparent des protovertèbres et du reste de la cavité générale et se présentent comme des vésicules séparées ayant une situation rétropéritonéale. Chacune de ces vésicules développe quatre diverticules : le premier se dirige vers l'uretère et sera le canalicule urinaire primaire ; le deuxième se dirige vers l'épithélium cœlomique et sera le canalicule néphrostomique ; le troisième vers l'aorte et formera le corpuscule de Mapighi ; enfin, un quatrième diverticule se sépare, prend la forme d'une vésicule et se comporte de la même manière que la vésicule primitive, en formant des canalicules rénaux secondaires, tertiaires, etc. Ceux-ci ne s'ouvrent pas directement dans l'uretère primaire, mais dans des canalicules collecteurs dérivés de lui, de sorte que les canalicules rénaux primaires auraient la valeur d'un mésonéphros et les canalicules secondaires, tertiaires, etc., la valeur d'un métanéphros. Brauer fait aussi la remarque que les canalicules urinaires primaires eux-mêmes, ne s'ouvrent pas directement dans l'uretère primaire, mais dans un pli longitudinal de celui-ci.

La forme des reins et celle des glandes génitales est en rapport

avec la forme du corps. Il y a des oviductes distincts qui proviennent aussi par division de l'uretère primaire. Le mâle présente dans plusieurs cas des rudiments d'oviductes. La voie de l'évacuation des spermatozoïdes est décrite de la manière suivante : du canal collecteur des testicules sortent des branches qui se dirigent transversalement et débouchent dans un canal longitudinal parallèle au premier. De ce canal partent encore des canalicules transversaux appelés vaisseaux efférents qui aboutissent à des corpuscules de Malpighi du rein. Par comparaison avec les Elasmobranches, je considère plutôt la première catégorie de tubes transversaux (situés entre le canal collecteur du testicule et le second canal longitudinal) comme des vaisseaux efférents ; par contre, je compare les autres canalicules transversaux qui arrivent aux corpuscules de Malpighi, aux canalicules intermédiaires qui se trouvent entre le canal longitudinal de l'épididyme et les canalicules rénaux chez les Elasmobranches. Il serait intéressant de savoir si les mêmes transformations dans le rein s'accomplissent ou non.

La disposition du système uro-génital des Urodèles avec les différences qu'on constate entre le mâle et la femelle, montre évidemment l'influence des rapports avec les glandes génitales.

Amniotes. Le pronéphros n'est jamais fonctionnel. Il est représenté par plusieurs évaginations de la somatopleure des pièces intermédiaires dans un nombre restreint de segments supérieurs du corps. Les parties terminales de ces évaginations se réunissent en une masse cellulaire, aux dépens de laquelle se développe vers le bas l'uretère primaire. On remarque quelquefois un glomérule externe. La distinction entre le mésonéphros et le métanéphros put se soutenir, tant qu'on ne connût pas exactement le mode de développement de ce dernier.

Deux théories furent longtemps en regard pour le mode de formation du métanéphros. D'après la plus ancienne, le métanéphros proviendrait entièrement d'un bourgeonnement de l'uretère (développement continu). Cette théorie a été successivement soutenue par

Burdach (1828), Müller (1830), Ratke (1833), Burnet (1854), Remak (1855), Kölliker (1861), Colberg (1863), Gegenbauer (1870), Waldeyer (1870), Leydig (1872), Toldt (1874), Pye (1875), Frey (1876), Lowe (1879), Kölliker (1879), Ribbert (1880), Hortolès (1881), Kallay (1885), Janosik (1885), Nagel (1889), Golgi (1889), Minot (1894), Haycraft (1895), Schultze (1897), von Erner (1899), Gerhardt (1901) et Hansemann (1901).

D'après une seconde théorie dont le fondateur est Kupfer (1865), le développement est au contraire discontinu : le métanéphros se développe aux dépens de deux ébauches distinctes qui ne se réunissent que secondairement. Les canalicules collecteurs proviennent par bourgeonnement de l'uretère, mais les tubes contournés (partie sécrétrice) de même que les corpuscules de Malpighi proviennent du même tissu néphrogène aux dépens duquel se forment aussi les canalicules du mésonéphros. Cette théorie a été successivement soutenue par : Schweiger-Seidel (1865), Bornhaupt (1867), Thayssen (1873), Riedel (1874), Schenk (1874), Balfour (1874), Forster (1876), Braun (1878), Fürbringer (1878), Emery (1883), Hoffmann (1889), Wiedersheim (1890), Gegenbauer (1896), Weber (1897), Chievitz (1897), Ribbert (1900), Herring (1900), Vaerst et Guillebeau (1901), Schreiner (1902), Hauch (1903), E. Meyer (1903), Keibel (1904), Stoerk (1904). Depuis les remarquables travaux de Schreiner, cette dernière théorie s'est définitivement imposée.

Reptiles. Braun (1878) a montré que le métanéphros se forme par la réunion de deux ébauches distinctes à l'origine. De la partie terminale de l'uretère primaire part en haut un canal simple qui forme des petits culs-de-sac par bourgeonnement. Ceux-ci se réunissent secondairement avec des groupes cellulaires ou vésicules rénales arrangées segmentairement comme chez les Elasmobranches. Dans le mésonéphros ces vésicules se réunissent à l'uretère primaire. Les vésicules proviennent de pièces intermédiaires. Dans la partie supérieure du tronc, les pièces intermédiaires se séparent des segments primordiaux et des plaques latérales et se présentent comme des

vésicules segmentaires. Vers la partie inférieure, les vésicules ne sont plus distinctes et forment une masse cellulaire unique ou cordon de tissu néphrogène. Les vésicules et le cordon néphrogène se trouvent du côté médian de l'uretère primaire. Les canalicules rénaux se forment de la manière suivante : la paroi latérale des vésicules s'épaissit et bourgeonne un canalicule qui se réunit avec l'uretère primaire, tandis que la vésicule elle-même devient corpuscule de Malpighi.

Schreiner (1902) admet comme différence entre le tissu mésonéphrogène et métanéphrogène le fait qu'aux dépens des éléments du deuxième se différencient non seulement des canalicules rénaux mais aussi du tissu conjonctif. Ce fait n'a aucune importance. D'une part, Schreiner lui-même reconnaît que le tissu mésonéphrogène forme aussi du tissu conjonctif en quantité plus réduite ; d'autre part, nous avons vu qu'aux dépens du tissu néphrogène dérivé de canaux segmentaires chez les Elasmobranches, il se forme non seulement des canalicules rénaux, mais aussi du tissu conjonctif et du tissu lymphoïde.

Dans le mésonéphros, il ne se forme des canalicules rénaux secondaires, tertiaires, etc., que dans sa partie inférieure et on lui distingue deux régions : une région supérieure ou génitale et une région inférieure ou sécrétrice. Une division semblable a été faite pour la glande de Leydig ou rein supérieur des Elasmobranches. De même que pour ceux-ci, on a cru d'abord que les canalicules rénaux secondaires, tertiaires, etc., dérivaient des corpuscules de Malpighi primaires. C'est Mihalcowics (1885) qui a montré que les nouvelles générations de canalicules rénaux dérivent du tissu néphrogène non employé à la formation des canalicules rénaux primaires. Chez les Reptiles, le mésonéphros fonctionne comme organe urinaire, non seulement pendant la vie embryonnaire, mais aussi pendant un certain temps après l'éclosion (probablement tant que les animaux ne sont pas adultes). Chez le mâle, la partie génitale du mésonéphros en relation avec les vaisseaux efférents persiste comme épididyme et

l'uretère primaire devient spermiducte ; la partie inférieure du mésonéphros chez le mâle et le mésonéphros tout entier chez la femelle s'atrophient. Des rudiments du mésonéphros persistent chez la femelle : c'est l'*époophoron*. D'après les travaux de Henry (1898) je constate une ressemblance de structure entre l'épididyme des Reptiles et la glande de Leydig entière des Elasmobranches. Il serait intéressant de savoir si l'épididyme des Reptiles comprend aussi la partie inférieure du mésonéphros. Tandis que, d'après les données embryologiques, l'épididyme doit être constitué seulement par des canalicules primaires, Henry a distingué des cæcums sur le trajet de ces canalicules. Quelle est la signification de ces cæcums ?

De même que chez les Elasmobranches, les reins se développent à la partie inférieure de la cavité du corps, les uretères sont séparés des spermiductes et s'ouvrent dans le cloaque isolément ou par des orifices communs avec ceux-ci. Chez la plupart des Reptiles, les uretères sont aussi dilatés à leur partie inférieure en réservoirs urinaires ; les oviductes s'ouvrent isolément dans le cloaque.

Oiseaux. — Le tissu néphrogène se forme suivant un processus de plus en plus condensé, de la partie supérieure vers la partie inférieure du corps. Dans la partie supérieure les pièces intermédiaires forment des vésicules distinctes, qui sont pendant quelque temps en relation avec l'épithélium cœlomique. Plus bas, elles se présentent comme des masses cellulaires solides séparées de la cavité générale ; elles se dissocient en tissu mésenchymateux qui forme du tissu conjonctif et un cordon de tissu néphrogène. Dans les premiers segments supérieurs, il ne se forme que des canalicules rénaux rudimentaires qui présentent quelquefois des traces des néphrostomes. Aux dépens des éléments du cordon néphrogène se différencient des vésicules qui forment les canalicules rénaux du mésonéphros et du métanéphros. Schreiner (1902) montre que dans le mésonéphros, de la même manière que dans le métanéphros, les canalicules rénaux ne se réunissent pas directement à l'uretère primaire, mais à des tubes collecteurs formés par des évaginations de sa paroi ; donc, le méso-

néphros se forme absolument de la même manière que le métanéphros. Quelquefois les évaginations auxquelles se réunissent les canalicules du mésonéphros sont tout à fait semblables aux évaginations qui forment les uretères définitifs.

De même que chez les Reptiles et les Elasmobranches, on distingue dans le mésonéphros des Oiseaux une région génitale et une région rénale ; la première formera l'épididyme chez le mâle. Le mésonéphros cesse de fonctionner avant l'éclosion et s'atrophie, à l'exception des canalicules qui forment l'épididyme. Les uretères et les spermiductes se terminent par des orifices distincts dans le cloaque ; les parties terminales des spermiductes sont souvent renflées en vésicules séminales.

Mammifères. — Le mésonéphros et le métanéphros dérivent de pièces intermédiaires, qui se séparent des segments primordiaux et de la cavité générale et se réunissent en un cordon de tissu néphrogène complet. Ce processus s'accentue de plus en plus, à mesure que l'on s'élève des Reptiles aux Mammifères. Chez les Reptiles, ce n'est qu'un nombre réduit des pièces intermédiaires qui se réunissent en cordon de tissu néphrogène ; chez les Oiseaux, celles-ci sont en nombre plus grand et chez les Mammifères toutes se comportent ainsi. Aux dépens de ce cordon de tissu néphrogène se développent également les canalicules rénaux primaires et les canalicules rénaux secondaires, tertiaires, etc., et cela aussi bien dans le mésonéphros que dans le métanéphros. L'uretère définitif apparaît comme une évagination de la partie terminale de l'uretère primaire et pénètre dans le tissu néphrogène. A un moment donné, il se dilate à son extrémité ; cette dilatation, qui correspond au bassinet bourgeonne ensuite. Le tissu néphrogène forme des masses qui entourent les bourgeons de l'uretère. Donc les tubes collecteurs proviennent de l'uretère et les tubes contournés et les corpuscules de Malpighi du tissu néphrogène. Le tissu interstitiel dérive surtout de la zone externe du tissu néphrogène. Dans la région du mésonéphros se différencient aussi des masses cellulaires ; ces masses

prennent l'aspect de vésicules et forment ensuite les canalicules rénaux. Dans le mésonéphros, il ne se forme de canalicules rénaux secondaires et tertiaires que dans sa partie inférieure : donc, on lui distingue encore une région génitale et une région rénale. Les canalicules dérivent du tissu néphrogène. Nagel (1889) croyait qu'ils dérivaient des canalicules rénaux primaires par bourgeonnement Kollmann et Mac Callum ont fourni des observations analogues. Peut-être ces observations sont-elles des indications pour l'ébauche double des canalicules : la partie initiale dérivant du tissu néphrogène et la partie terminale dérivant des évaginations de la partie terminale des canalicules précédemment formés.

Le mésonéphros n'est fonctionnel que pendant un temps très court de la vie embryonnaire. Chez la Souris, on ne constate jamais de corpuscules de Malpighi ; donc, le mésonéphros n'est jamais fonctionnel. Chez le Cobaye, le premier glomérule apparaît au vingt-troisième jour de la vie embryonnaire ; au vingt-huitième jour, le mésonéphros entre déjà en régression. Chez l'Homme, cette partie du rein est développée pendant huit semaines de la vie embryonnaire : le premier glomérule se trouve quand l'embryon a 7 mm. de longueur et l'atrophie de l'organe commence chez l'embryon de 21 à 22mm. Chez le Cochon, le premier glomérule du mésonéphros s'observe chez l'embryon ayant 7mm. et l'atrophie commence chez l'embryon de 120 mm. Le mésonéphros génital persiste comme épididyme chez le mâle ; du mésonéphros rénal, il ne subsiste que des rudiments : le paradidyme (corps innominé de Giraldès), composé de canalicules, qui n'ont plus aucune relation avec le canal déférent et les vaisseaux aberrants qui communiquent avec celui-ci. Chez la femelle le rudiment du mésonéphros génital devient l'époophoron et le rudiment du mésonéphros rénal devient le paroophoron. Le canal de Wolff persiste quelquefois comme canal de Gartner.

D'après ce court exposé, et d'après ce que nous avons vu chez les Elasmobranches, on voit qu'il n'est pas possible de comparer et

d'homologuer rigoureusement les différentes manières d'être du système uro-génital des Vertébrés, surtout au point de vue du développement. D'une part, l'étude de cette question présente encore des lacunes; d'autre part, l'ontogénèse de ce système varie suivant le mode de développement; une même partie peut présenter, suivant les cas, un développement normal, ou condensé; un développement palingénétique ou cœnogénitique. En outre, nous rencontrons des variations énormes suivant le groupe, suivant la région du corps, suivant l'âge et suivant le sexe. Pour me borner à un seul exemple, l'uretère primaire est sans doute partout le même organe, et pourtant nous avons constaté des variations en ce qui concerne le mode de formation de sa partie inférieure.

Pour qu'il soit possible de nous représenter exactement l'évolution de cet appareil, à savoir s'il s'agit de la succession de plusieurs appareils, ou bien s'il s'agit d'un même appareil qui se différencie et se modifie sans cesse, il serait nécessaire qu'on puisse distinguer ce qu'il y a d'essentiel de ce qu'il y a d'accidentel ou de particulier.

Ce qui apparaît comme essentiel dans le développement de l'appareil excréteur des Vertébrés, c'est qu'il dérive des évaginations de cette partie du mésoderme qu'on appelle le néphrotome et le fait que primitivement la cavité générale participe à l'excrétion. Les évaginations sont d'abord semblables et ont la même fonction : elles se différencient ensuite en deux directions différentes : les unes pour former l'uretère primaire, les autres se spécialisent de plus en plus en vue de la sécrétion urinaire.

Le processus de différenciation et d'évolution peut présenter des variations. Si un stade quelconque de l'appareil urinaire est fonctionnel pendant la vie embryonnaire chez un groupe, il y présente des particularités par rapport aux groupes où le même stade n'est pas fonctionnel. Ainsi, certains groupes : les Pétromyzontes, les Téléostéens, les Ganoïdes, les Batraciens présentent dans la conformation qu'on appelle pronéphros un stade correspondant au moment où les évaginations cœlomiques ne sont qu'au début de la spéciali-

sation. On constate que les évaginations qui sont l'origine de l'uretère primaire fonctionnent pendant quelque temps de la vie embryonnaire et présentent des conformations particulières (glomérules et loges du pronéphros) et variables suivant le groupe. Chez les mêmes animaux, les évaginations qui représentent l'origine du rein (tubes coelomiques) n'apparaissent pas; les canaux segmentaires ne se forment non plus et le rein présente un développement plus condensé que celui des Reptiles et des Oiseaux : il provient directement des masses ou des cordons de tissu néphrogène. Chez les Elasmobranches, au contraire, les canaux segmentaires sont nets et le stade de transition entre les canaux segmentaires et le rein est comparable à ce qu'on décrit comme pronéphros : nous ne constatons plus de conformations particulières en rapport avec les évaginations qui sont l'origine de l'uretère primaire : le rein présente le développement normal. Si le pronéphros, tel qu'on l'observe chez les Batraciens, est un organe distinct et primordial, pourquoi ne se développe-t-il pas chez les Elasmobranches qui véritablement nous montrent le plus grand nombre de caractères primitifs. Si, d'autre part, nous supposons que les Batraciens sont primitifs parce qu'ils présentent le pronéphros, pourquoi le stade de canaux segmentaires nets n'est-il pas respecté et pourquoi le tissu néphrogène apparaît-il dès le commencement sous forme de masses cellulaires pleines ?

Il me semble plus logique de comparer les canaux segmentaires (mésonéphros) plutôt au pronéphros qu'au rein (mésonéphros). Dans un cas et dans l'autre, il s'agit d'évaginations ayant la même origine, fonctionnant de la même manière, étant en communication avec la cavité générale et correspondant à un stade où l'organisation générale est la plus simple; tandis que le rein (mésonéphros ou métanéphros) correspond à un stade où l'organisation est plus complexe, où la communication avec la cavité générale n'existe plus et où le mécanisme de l'excrétion a changé. Le pronéphros et les canaux segmentaires sont des parties d'un même appareil, qui, suivant les cas, peuvent être particulièrement développées pendant

la vie embryonnaire. Chez les Myxinoïdes et les Gymnophiones le pronéphros et le mésonéphros se confondent. Chez les Myxinoïdes, où le rein n'est que peu développé, l'uretère primaire lui-même présente une fonction sécrétrice. Nous sommes donc en présence des mêmes parties qui se différencient en deux directions différentes et qui présentent suivant les cas des particularités et des variations de degré dans la différenciation.

Les Elasmobranches présentent des ressemblances aussi bien avec les Vertébrés les plus inférieurs (Myxinoïdes) qu'avec les Vertébrés supérieurs. De même que chez les Elasmobranches, le rein des Myxinoïdes dérive d'évaginations cœlomiques qui se réunissent à l'uretère primaire et ce dernier participe à la réunion par ses renflements métamériques. La disposition définitive de l'appareil urinaire des Myxinoïdes est comparable à celle des Elasmobranches au stade d'un seul canalicule rénal par segment. De la même manière que pour la majorité de ceux-ci, la partie initiale du canal segmentaire disparaît. La formation du tissu lymphoïde aux dépens d'une partie des évaginations cœlomiques est comparable à ce que nous avons vu chez quelques Elasmobranches, où une partie du blastème embryonnaire dérivée de canaux segmentaires forme du tissu lymphoïde. Il est inutile d'insister sur les grandes ressemblances que les Elasmobranches présentent avec les Reptiles et par l'intermédiaire de ceux-ci avec les autres Amniotes, ressemblances connues déjà de Braun. Le fait que chez les Reptiles, les vésicules rénales se séparent de très bonne heure du cœlome, s'observe aussi chez les Raies et où, de la même manière que chez les Amniotes, on constate un cordon de tissu néphrogène longitudinal. Partant de la conformation du système uro-génital des Myxinoïdes, les Ganoïdes et les Amphibiens d'une part et les Elasmobranches d'autre part, présentent toutes les transitions vers les Vertébrés supérieurs.

De l'ensemble des faits connus, je suis disposé à croire que l'appareil excréteur des Vertébrés est toujours le même (holonéphros) plutôt que d'admettre la succession de trois appareils différents et

indépendants l'un de l'autre. J'expose les différentes opinions émises sur le pronéphros, le mésonéphros et le métanéphros.

Pronéphros. — Le pronéphros est défini comme un organe formé de plusieurs canalicules communiquant avec le cœlome par des ouvertures ciliées et se continuant vers le bas avec l'uretère primaire. Un glomérule se trouve à côté des ouvertures ciliées dans la cavité générale et une partie de celle-ci se sépare du reste et constitue une loge ou capsule du glomérule. Le pronéphros est fonctionnel pendant un certain temps de la vie embryonnaire chez les Pétromyzontes, Téléostéens, Ganoïdes et Amphibiens. Il a été découvert par I. Müller (1829) chez les Amphibiens. Dès le commencement, il a été confondu avec le corps de Wolff ou mésonéphros et considéré comme rein transitoire. On admettait que ce rein transitoire ou corps de Wolff des Amphibiens a la même valeur que le rein des Poissons, tandis que chez les Amphibiens, ainsi que chez les autres Vertébrés pulmonés, se développent des reins secondaires. Plus tard, W. Müller (1875) l'observe chez les larves de Pétromyzon et l'appelle rein précurseur. Il le considère comme l'organe urinaire précurseur des Vertébrés, caractérisé par sa communication avec la cavité générale. Dans ce cas, les canaux segmentaires seraient aussi du rein précurseur.

Rückert (1891) considère le pronéphros comme formé primitivement des canaux situés entre la cavité générale et l'extérieur et il voit, dans ces organes, un système excréteur semblable aux néphridies des Annélides. Il croyait que le pronéphros et les néphridies pouvaient dériver d'une forme primitive commune. Plus tard, les canaux du pronéphros se réunissent entre eux (chaque canal s'accroît en bas et s'unit avec le suivant) et perdent leurs orifices externes, à l'exception du dernier qui représente la première ébauche de l'urétère primaire. L'auteur admet que les Craniotes ont possédé ce système rénal précurseur sur toute la longueur du corps (stade *Amphioxus*) ; mais que maintenant il n'apparaît que dans sa partie supérieure, tandis que sa partie inférieure présente un développe-

ment cœnogénétique : au lieu de canaux segmentaire distincts, il se forme, en effet, un canal longitudinal unique, indépendamment de l'ectoderme et du mésoderme.

Plusieurs auteurs : v. Wijhe, Beard, Haddon, Boveri, Félix, Field ont montré que l'uretère primaire est une conformation apparue plus tard que le pronéphros lui-même et ont soutenu la participation de l'ectoderme à sa formation. Haddon et Beard ont soutenu même que l'uretère primaire dérive d'un sillon longitudinal de l'ectoderme. Rabl a nié toute participation de l'ectoderme à la formation du pronéphros et de l'uretère primaire. Boveri a homologué le pronéphros aux tubes néphridiens de l'Amphioxus et l'uretère primaire à la cavité péribranchiale de celui-ci. Il a soutenu qu'on peut imaginer que la cavité péribranchiale simple de l'Amphioxus qui sert en même temps à l'évacuation de l'urine et à celle de l'eau de la respiration, s'est séparée suivant la longueur en deux canaux : *a*) un canal dorsal rénal, et *b*) un canal ventral branchial qui est rudimentaire chez les Craniotes. Cette comparaison a été basée sur le fait que chez *Amphioxus*, les tubes néphridiens s'ouvrent dans la cavité péribranchiale de la même manière que les canaux du pronéphros s'ouvrent dans l'uretère primaire. Mais, dans ce cas, la comparaison paraît aussi évidente avec le mésonéphros (canaux segmentaires).

Felix soutient que le pronéphros s'étendait primitivement sur toute la longueur du tronc et que l'uretère primaire représente un canal collecteur du pronéphros primitif. Pour Fübringer et Rabl le pronéphros est un organe excréteur primitif et indépendant.

Fübringer ne le compare pas aux néphridies des Annélides, mais à l'appareil excréteur des Vers inférieurs. Il observe que dans plusieurs classes de Vers, il existe un système excréteur non segmenté, qui présente évidemment des variations, mais qui consiste essentiellement en deux conduits, qui, d'une part, communiquent par des ouvertures avec la cavité générale et, d'autre part, s'ouvrent par leur extrémité inférieure dans la partie terminale de l'intestin. Or, le pronéphros des Vertébrés est tout à fait semblable à ce système

excréteur des Vers inférieurs. Rückert a remarqué que cette théorie ne peut pas être soutenue, car l'uretère primaire des Vertébrés n'apparaît pas tout au commencement comme tel : c'est plutôt une formation secondaire.

Semper a considéré le pronéphros comme une région de l'uretère primaire, particulièrement modifiée. Balfour considérait le pronéphros comme le seul organe excréteur que possédait l'ancêtre non métamérisé des Vertébrés. Avec l'apparition de la segmentation du corps, il se forme une rangée de canaux rénaux segmentaires, dont chacun représente un homologue du pronéphros. Par conséquent, le mésonéphros (canaux segmentaires) a la même valeur que le pronéphros. Balfour entrevoit aussi une deuxième possibilité pour l'origine du mésonéphros. Peut-être, dit-il, les canaux du mésonéphros sont des dérivés modifiés des canaux inférieurs du pronéphros. Le pronéphros s'étendait à l'origine sur toute la longueur du corps et possédait un grand nombre de canaux qui s'ouvraient dans le canal du pronéphros. Avec l'apparition de la segmentation dans le cours de la phylogénie des Vertébrés, les canaux inférieurs obtiennent un arrangement segmentaire et forment les canaux du mésonéphros, tandis que les supérieurs conservent leur disposition primitive et forment le pronéphros.

Mésonéphros. Il est véritablement difficile, sinon impossible de définir le mésonéphros. Les canaux segmentaires des Elasmobranches, le rein entier, la glande de Leydig et les ilôts de tissu lymphoïde de ces animaux ; le rein entier des Anamniotes et le corps de Wolff des Amniotes, toutes ces conformations sont considérées aujourd'hui comme mésonéphros. La définition de ce dernier est la suivante : un organe composé des canaux du mésonéphros, lesquels s'ouvrent dans le conduit du mésonéphros dérivé du conduit du pronéphros. On considérait d'abord le mésonéphros comme formé par des canalicules terminés en cæcum dérivant de l'uretère primaire par bourgeonnement ou se différenciant aux dépens des éléments du tissu mésodermique. La découverte des entonnoirs et des canalicules né-

phrostomiques chez les Elasmobranches a modifié l'opinion sur le mésonéphros. On a confondu les canaux segmentaires avec le rein.

Semper (1874) compare le mésonéphros des Vertébrés aux néphridies des Annélides ; dans les deux cas l'appareil excréteur consiste en canaux segmentaires qui commencent par des orifices dans la cavité générale ; ces canaux se dirigent en arrière et se terminent dans le segment suivant. Dans un cas comme dans l'autre, la région du pavillon et la partie glandulaire dérivent du feuillet moyen, mais la partie terminale a une origine différente ; elle dérive de l'ectoderme dans les néphridies et de l'uretère primaire dans le mésonéphros ; enfin, dans les deux cas, il y a des rapports entre l'appareil excréteur et l'appareil génital.

Rückert, qui considère le pronéphros et non le mésonéphros comme semblable aux néphridies des Annélides, remarque d'autre part que les canaux du pronéphros et les canaux du mésonéphros, quoiqu'ils ne peuvent pas être homodynames, coïncident pourtant par plusieurs points de leur développement. Il croit qu'on pourrait peut-être considérer les canaux du mésonéphros, comme une deuxième génération plus perfectionnée de canaux du pronéphros qui se formeraient, par rapport à ces derniers, de la même manière que dans le mésonéphros se forment des canaux secondaires, tertiaires, etc., par rapport aux canaux primaires.

Boveri a considéré les canaux du mésonéphros comme homologues des glandes génitales de l'Amphioxus et par conséquent ne représentant pas des organes de nouvelle formation pour les Craniotes, mais n'étant que des organes ancestraux qui ont changé de fonction. Il soutient qu'on peut considérer les diverticules génitaux de *l'Amphioxus* comme des évaginations segmentaires de la cavité générale, de la même manière que les canaux du mésonéphros des Elasmobranches ; les uns et les autres dérivent de la même partie de l'épithélium cœlomique. Boveri trouve, d'autre part, une ressemblance entre ces deux conformations parce que les canaux du mésonéphros sont d'abord terminés en cæcum, comme les diverticules génitaux et

ce n'est qu'ultérieurement qu'ils entrent en relation avec l'uretère primaire. Semon et Rückert montrent que les tubes cœlomiques (canaux du mésonéphros) ne peuvent pas être considérés comme des organes ancestraux parce qu'ils apparaissent plus tard que les canaux du pronéphros. Et je me demande, si les Vertébrés dérivent de l'Amphioxus, de quelle partie de celui-ci dérivent alors les glandes génitales des premiers ?

Semon (**1891**) a montré que les canaux du pronéphros et les canaux du mésonéphros présentent les mêmes parties essentielles. Il a découvert chez *Ichthyophis* des ouvertures en forme de pavillon entre la cavité générale et la loge du pronéphros : il assimile ces pavillons externes aux entonnoirs péritonéaux du mésonéphros ; les pavillons internes (ouvertures des canaux du pronéphros dans la loge interne de celui-ci) sont comparables aux orifices de communication entre les corpuscules de Malpighi et les canaux du mésonéphros. Alors, les corpuscules de Malpighi du mésonéphros représentent non seulement une région dilatée du canalicule rénal, mais de plus ils sont, de la même manière que les corpuscules de Malpighi du pronéphros, des diverticules cœlomiques dans lesquels proéminent des pelotons vasculaires. Donc, les corpuscules de Malpighi de ces deux appareils excréteurs se ressemblent et le mésonéphros n'est qu'un dérivé du pronéphros, ayant une situation plus dorsale que celui-ci. Cette opinion de Semon est très ingénieuse parce que, en définitive, nous pouvons considérer tous les corpuscules de Malpighi comme autant de fragments du cœlome dans lesquels proéminent des pelotons vasculaires. Le mode de formation des premiers corpuscules de Malpighi chez les Elasmobranches confirme évidemment cette opinion et nous pouvons ainsi rapprocher les différentes catégories de corpuscules de Malpighi et de canalicules rénaux.

Rückert (**1891**), après discussion des rapports entre le pronéphros et le mésonéphros conclut que les parties métamériques du pronéphros et du mésonéphros, c'est-à-dire les canalicules et les corpuscules de Malpighi, ne sont pas homologues pour les motifs suivants :

a) les canalicules du pronéphros et ceux du mésonéphros dérivent de parties différentes du néphrotome; *b*) les capsules des corpuscules de Malpighi du pronéphros et celles des corpuscules de Malpighi du mésonéphros dérivent de parties différentes du coelome; *c*) on peut trouver dans le même segment du corps des canalicules du pronéphros et des canalicules du mésonéphros.

Félix (**1904**), après la discussion des mêmes rapports, conclut que, des trois motifs de distinction établis par Rückert, le troisième seul reste juste. Il remarque que les canalicules du pronéphros et ceux du mésonéphros dérivent les uns comme les autres de la somatopleure des pièces intermédiaires. Si la comparaison entre la loge externe du pronéphros et la vésicule moyenne du canal segmentaire (loge du mésonéphros) est difficile, il n'en est plus de même quand cette comparaison a lieu avec la loge interne du pronéphros, telle que celle-ci existe chez les Téléostéens, Ganoïdes et Gymnophiones. Mais pour le troisième point, Felix se range du côté de Rückert et par conséquent le pronéphros et le mésonéphros sont pour lui des appareils excréteurs différents, apparus à des époques différentes dans la phylogénie des Vertébrés.

Sedgwick a observé que le glomérule du pronéphros des Oiseaux n'est pas une conformation particulière comme celui des Amphibiens. Il consiste, au contraire, en un certain nombre de pelotons vasculaires qui sont non seulement des glomérules externes libres mais aussi en partie des glomérules internes (glomérules de passage entre les glomérules du pronéphros et ceux du mésonéphros). Ces glomérules permettent de rapprocher les glomérules du pronéphros de ceux du mésonéphros et par conséquent d'homologuer le pronéphros et le mésonéphros. Les deux catégories de glomérules se développent dans des parties homologues de la cavité générale, parce que, en définitive, la lumière d'un canalicule rénal n'est qu'une partie du coelome. Le pronéphros et le mésonéphros sont des parties inégalement différenciées d'un même système rénal. Il suppose que le système excréteur original des Vertébrés était segmentaire et con-

sistait en un conduit qui s'ouvrait, dans chaque segment, dans la cavité générale au voisinage d'un glomérule externe continu. Ce n'est que la partie supérieure du système qui fonctionne maintenant comme organe larvaire et conserve encore son mode primitif de développement : c'est le pronéphros. La partie inférieure subit un retardement dans l'apparition et une modification dans le développement. Rexson aussi a soutenu que le pronéphros et le mésonéphros sont les parties d'un même système excréteur.

Je rappelle que Price a montré que les ébauches du système excréteur chez *Bdellostoma* peuvent représenter aussi bien le pronéphros que le mésonéphros. Bauer est de même avis pour les Gymnophiones. Dès le commencement, il y a un système excréteur semblable sur toute la longueur du corps et les différentes parties sont développées semblablement dans tous les segments. Brauer, au lieu de considérer le pronéphros et le mésonéphros comme deux appareils différents, les considère au contraire, de même que Price comme les parties d'un même appareil : holonéphros, qui dans sa partie supérieure se différencie en pronéphros et dans sa partie inférieure se différencie en mésonéphros. Brauer considère que la différence entre ces deux parties tient à la vitesse inégale de développement entre la partie supérieure et la partie inférieure du tronc. Dans la partie supérieure se différencie un organe rénal larvaire et dans la partie inférieure un organe rénal persistant.

Je crois d'autre part que le fait de rencontrer dans quelques cas, par exemple chez les Elasmobranches et seulement dans quelques segments supérieurs, deux catégories d'évaginations coelomiques, ne peut pas présenter une importance aussi grande que celle qu'on veut bien lui attribuer. Il est possible que primitivement avant la segmentation du corps les évaginations coelomiques n'avaient pas un arrangement régulier et que dans la partie supérieure du tronc qui représente davantage le tronc primitif, cette disposition primitive s'est partiellement maintenue, d'autant plus qu'il s'agit d'organes qui évoluent dans deux directions différentes.

Métanéphros. De même qu'on ne peut pas trouver aucun caractère distinctif pour le mésonéphros, on ne peut pas non plus définir le métanéphros et le caractériser par exemple par le fait qu'il a une ébauche double (les tubes collecteurs et l'uretère définitif dérivant de l'uretère primaire et les tubes sécréteurs du tissu néphrogène). Le mésonéphros présente aussi une ébauche double ; que l'une ou l'autre des parties soit moins développée dans le mésonéphros, cela n'a aucune importance au point de vue de la valeur morphologique. Il résulte évidemment de différentes observations de Price, de Brauer, de Rückert, de Semon, de Schreiner et des miennes, que les canaux du mésonéphros ne se réunissent pas directement à l'uretère primaire, mais à des bourgeons formés par celui-ci, ou à des bourgeons de la base des canalicules rénaux déjà formés et qui représentent quoique indirectement l'uretère primaire de la même manière que les tubes collecteurs du métanéphros.

Rückert (1891) considérait d'abord comme différence entre le mésonéphros et le métanéphros, le fait que les canalicules du mésonéphros dérivent seulement du néphrotome, tandis qu'une partie du système canaliculaire du métanéphros dérive de l'uretère primaire ; mais après que Semon eut observé que les générations nouvelles de canalicules du mésonéphros se réunissent à des évaginations de l'uretère primaire, il se demanda si le métanéphros ne peut pas être considéré comme un homologue modifié des jeunes générations de canalicules du mésonéphros. Il discute ainsi la signification phylogénique du métanéphros : bien qu'il ne soit pas établi d'une manière certaine que le système canaliculaire du métanéphros se développe aux dépens du conduit du mésonéphros, on peut cependant considérer le métanéphros comme une néoformation, étant en rapport avec le mésonéphros seulement parce qu'il dérive du conduit de celui-ci. Dans ce cas, comme le conduit appartient d'abord au pronéphros, on peut, pour la même raison, faire dériver le métanéphros du pronéphros. Mais si la partie sécrétrice du rein ne dérive pas des évaginations de l'uretère, alors la question se présente autre-

ment. Il résulte, d'après Wiedersheim, que les canalicules du métanéphros dérivent directement de la partie caudale du mésonéphros. Alors, le métanéphros est dans une étroite parenté avec le mésonéphros. Wiedersheim a soutenu même que le métanéphros doit être considéré comme une partie du mésonéphros qui se développe plus bas et plus tard que celui-ci.

Balfour a soutenu que le métanéphros des Amniotes correspond à la région caudale du rein des Elasmobranches et des Urodèles; dans les deux cas, il y a des uretères particuliers et aucune réunion avec l'appareil génital. Sedgwick se basant sur le fait que le blastème du métanéphros n'est que la partie distale du blastème du mésonéphros, considère le pronéphros, le mésonéphros et le métanéphros comme des parties inégalement différenciées d'un même système excréteur.

Fürbringer soutient, au contraire, que le métanéphros n'a aucun homologue chez les Anamniotes et qu'il est un appareil nouveau qui remplace le mésonéphros, tout en étant probable qu'il dérive d'un stade précédent en forme de mésonéphros (« ...von einem früheren urnierenartigen Stadium... »?); mais il s'est tellement différencié de ce dernier, qu'il apparaît maintenant comme un appareil urinaire particulier. Félix (**1904**) maintient les distinctions entre le mésonéphros et le métanéphros (Urniere und Nachniere) quoiqu'il reconnaisse : que le métanéphros a un développement discontinu ; que le tissu métanéphrogène est la partie distale du tissu mésonéphrogène et que dans le mésonéphros il y a aussi des canaux excréteurs particuliers qu'il appelle uretères du mésonéphros.

Schreiner (**1902**) discute de la manière suivante les causes de l'apparition du métanéphros et la comparaison de celui-ci avec le rein des Elasmobranches et des Urodèles. Il admet l'opinion de Rabl suivant laquelle l'organe urinaire change deux fois dans la série des Vertébrés : d'abord au stade entre les Acraniens et les Craniotes et puis au stade entre les Anamniotes et les Amniotes. Ces changements s'accomplissent justement aux moments où l'organisation totale du corps prend un plus grand développement et perfectionne-

ment et où en conséquence les échanges organiques sont plus actifs. Mais, comme à l'agrandissement de la surface excrétrice, l'organisme pourrait répondre par l'agrandissement de la surface de l'organe déjà existant, l'auteur croit que ce fait ne s'est pas produit par suite de l'incompatibilité de cet agrandissement en rapport avec le développement total (par exemple en rapport avec le développement du canal intestinal, du foie, de la musculature et en rapport avec la statique du corps). Pour qu'un changement soit compréhensible, il faut que ces deux causes coexistent. C'est alors que l'organisme sera pourvu d'un organe excréteur qui dépasse le précédent en capacité fonctionnelle. L'auteur s'imagine l'évolution de l'organe excréteur, pour arriver au remplacement du mésonéphros par le métanéphros, de la manière suivante. Il considère comme disposition originelle, chez les précurseurs des Amniotes, la présence d'une paire de canaux du mésonéphros dans chaque segment, (ces canaux dérivent des pièces intermédiaires) ; voilà un premier moment. Ensuite, les pièces intermédiaires deviennent plus larges et se confondent avec la cavité générale ; alors les canaux du mésonéphros apparaissent en une rangée continue sans rapports avec la segmentation et sont plus serrés. Plus tard (un troisième moment), en rapport toujours avec le perfectionnement de l'organisme et avec des échanges organiques plus actifs, les canaux du mésonéphros ne dérivent plus directement de pièces intermédiaires, mais se forment aux dépens d'un tissu néphrogène dérivé de celles-ci ; en même temps, les canaux apparaissent en plusieurs rangées. Ce fait conditionne l'élargissement du canal de Wolff (uretère primaire) et l'apparition des évaginations de celui-ci. Le mésonéphros ainsi constitué aurait suffi aux besoins de l'organisme, en multipliant les canalicules et les ramifications du canal de Wolff. Mais, il y a eu encore un moment, encore un pas en avant. Chez les Sauropsidés et chez les Mammifères, les évaginations les plus distales de l'uretère primaire s'accroissent davantage suivant la longueur et se ramifient plus abondamment. Aux dépens du tissu néphrogène qui se trouve au voisinage de ces dernières évaginations,

se forment un nombre plus grand de canalicules qui sont donc plus serrés. Ces derniers canalicules, réunis aux évaginations du conduit du mésonéphros, composent le métanéphros qui se distingue du mésonéphros surtout par une plus grande capacité fonctionnelle. Donc, la différenciation du métanéphros est explicable par le besoin qu'a l'organisme d'une plus grande surface excrétrice et parce que le mésonéphros a été empêché par les autres organes de prendre un développement plus grand. Pourtant, le métanéphros n'est pas un organe définitif en ce qui concerne le matériel de formation, mais seulement en ce qui concerne l'emploi du matériel et l'endroit de formation. On ne peut pas encore concevoir le processus suivant lequel le métanéphros s'est individualisé et séparé de l'uretère primaire, mais l'utilité de ce fait est la séparation du liquide séminal de l'urine. Schreiner ne voit pas dans le rein proprement dit des Elasmobranches et des Urodèles, le même organe que le rein définitif des Amniotes. L'auteur insiste sur le fait que le mode de formation de l'uretère est différent dans les deux cas. Tandis que la différenciation du rein inférieur des Elasmobranches et des Urodèles résulte seulement de la tendance de l'organisme de séparer le liquide séminal de produits de l'excrétion, la différenciation du métanéphros est surtout le résultat de la formation d'un organe qui dépasse le précédent en capacité fonctionnelle. Chez les Amniotes, la tendance de l'organisme de séparer le liquide séminal des produits de l'excrétion, trouve déjà des conditions favorables. Les ressemblances entre le rein des Amniotes et le rein proprement dit des Elasmobranches et des Urodèles tient à des conditions différentes.

Nous avons vu, au paragraphe concernant l'anatomie du rein des Elasmobranches, que cette opinion de Schreiner, ne peut pas être soutenue.

Nous constatons avant tout que le pronéphros, le mésonéphros et le métanéphros ne sont nullement trois appareils indépendants l'un de l'autre. Le pronéphros participe à la formation du mésonéphros

et surtout à celle du métanéphros. En effet, l'uretère primaire, c'est du pronéphros ; il ne représente pas le pronéphros complet, il faut en convenir ; mais, il n'en est pas moins vrai que le mésonéphros tel qu'on le conçoit aujourd'hui, par exemple le rein d'un Sélacien ne représente pas non plus le mésonéphros primitif complet, parce que nous avons vu que les canaux segmentaires, appelés partout mésonéphros, ne se transforment pas complètement en rein. Comme l'uretère définitif et les tubes collecteurs du métanéphros dérivent de l'uretère primaire et que les tubes contournés et les corpuscules de Malpighi se forment aux dépens du même tissu néphrogène que ceux du mésonéphros, il en résulte que le métanéphros est un mélange de pronéphros et de mésonéphros.

On ne peut pas caractériser le pronéphros par sa communication avec la cavité générale, car celle-ci communique aussi avec le mésonéphros (stade des canaux segmentaires). Si l'on admet l'opinion de Rückert que le pronéphros se soit étendu sur toute la longueur du corps, il se confond forcément avec le mésonéphros et d'ailleurs, l'un et l'autre ont été homologués aux néphridies des Annélides. On comprend aisément qu'un appareil composé d'organes semblables peut se trouver dans deux groupes différents d'animaux, la ressemblance étant explicable par suite de conditions physiologiques semblables.

Il est, au contraire, incompréhensible que deux appareils semblables coexistent ou se succèdent dans un même groupe. Il est évident que le mésonéphros définitif, par exemple le rein inférieur des Elasmobranches, ressemble beaucoup plus au métanéphros (rein définitif des Amniotes) et diffère davantage du mésonéphros initial (canaux segmentaires). Je ne crains pas de dire, que je vois une différence plus grande entre un simple canal segmentaire et un segment du rein d'un Sélacien ou un rein de Grenouille, qu'entre ces organes et le rein d'un Reptile, par exemple, celui de l'Orvet ; il est d'ailleurs inutile d'insister sur le fait que le rein de l'Orvet ou de n'importe quel Reptile ne dépasse pas en capacité fonctionnelle le

rein des Elasmobranches. Donc, à ce point de vue, je ne suis pas d'accord avec Schreiner.

Il est certain que l'ectoderme ne participe pas à la formation de l'uretère primaire; par conséquent, on ne peut pas homologuer l'appareil excréteur des Vertébrés avec celui des Annélides, ou de l'Amphioxus. Pourtant, il n'en est pas moins vrai que l'appareil excréteur des Vertébrés commence par rappeler de très près celui des Annélides. Il est certain que l'excrétion s'effectuait primitivement par l'épithélium de la cavité générale. Je crois que le premier appareil excréteur individualisé chez les Vertébrés primitifs au moment où leur corps n'était pas encore métamérisé, consistait en évaginations coelomiques. Peut-être ces évaginations s'ouvraient-elles d'abord à la surface du corps, l'uretère primaire s'étant formé ensuite. Avec l'apparition de la métamérisation, suivie probablement d'un allongement du corps, il se forme de nouvelles évaginations mais ayant un arrangement régulier. Celles-ci ont la même valeur que les précédentes. Les différences qu'on constate dans leur mode de développement sont secondaires et tiennent à ce que les dernières évaginations, apparaissent, phylogénétiquement et ontogénétiquement, plus tard que les premières et par conséquent elles se trouvent en présence de conditions mécaniques différentes. Félix (1897) insiste sur le fait que les influences mécaniques changent pendant le développement. Ces influences diffèrent aussi suivant les espèces, suivant la région du corps et suivant les rapports avec les autres organes. Par conséquent, des conformations homologues peuvent se développer différemment suivant qu'elles apparaissent tôt ou tard, à la partie supérieure ou inférieure du corps, dans un groupe ou dans l'autre. Les nouvelles évaginations formées emploient comme voie d'élimination l'uretère primaire déjà formé.

La formation des loges ou capsules du pronéphros nous représente le premier pas dans la voie qui va suivre l'appareil excréteur pour s'émanciper du coelome; elle nous indique aussi une participation plus prononcée de l'appareil circulatoire dans le mécanisme de l'ex-

crétion. Ce stade est représenté maintenant dans l'ontogénie des Vertébrés par le pronéphros fonctionnel et par le stade de transition entre les canaux segmentaires et les canalicules rénaux chez les Elasmobranches. Il est probable qu'à une certaine époque, l'appareil excréteur de ces animaux se composait de canalicules rénaux, dont la capsule restait en communication avec la cavité générale, ce que nous constatons maintenant pour les canalicules rénaux primaires chez *Scyllium* à l'état embryonnaire. A ce moment, le mésonéphros est tout à fait comparable au pronéphros.

Il est, au contraire, très peu probable que le pronéphros, tel qu'on le comprend aujourd'hui, s'étendait d'abord sur toute la longueur du corps et qu'ensuite il a été remplacé par un appareil excréteur différent, apparaissant sous forme de simples coecums ceolomiques quand le pronéphros est à son maximum de différenciation. Il s'ensuivrait alors qu'à un appareil excréteur présentant un certain degré de différenciation, succéderait un autre moins différencié. Si, au contraire, le mésonéphros coexistait avec le pronéphros, avant l'apogée de celui-ci, il faut conclure qu'ils sont également primordiaux. Je remarque qu'on ne peut pas imaginer le pronéphros primitif présentant les particularités qu'on rencontre maintenant dans le pronéphros de tel ou tel groupe. Au contraire, en ce qu'il a d'essentiel, le pronéphros coïncide avec un certain stade du mésonéphros. Ce sont des conformations homologues dérivant de la même partie de l'épithélium coelomique : le néphrotome. Il résulte des observations de Rabl déjà, que chez les Elasmobranches, les évaginations qui sont l'origine de l'uretère primaire (pronéphros) et les évaginations qui sont l'origine des canaux segmentaires (mésonéphros) dérivent, en définitive, les unes et les autres du mésoderme pariétal de la partie inférieure des segments primordiaux : les différences entre ces deux catégories d'évaginations tiennent à ce qu'elles n'apparaissent pas en même temps et qu'elles ne se différencient pas ensuite de la même manière. Les dernières évoluent d'abord de la même facon que les premières, mais ensuite elles se spécia-

lisent davantage, se perfectionnent et forment des canalicules du rein ; celui-ci se développe davantage à la partie inférieure du corps et nous constatons ainsi que dans l'organisme des Vertébrés, la place où s'accomplit la fonction de l'excrétion urinaire, se déplace vers la partie inférieure.

Si on considère le pronéphros et le mésonéphros comme des appareils différents, parce que les canaux du premier se continuent directement avec l'uretère primaire, tandis que ceux du dernier commencent à un endroit différent dans la cavité générale et ne se réunissent que secondairement avec l'uretère primaire, on a le droit d'en faire autant pour les canalicules primaires et secondaires du mésonéphros. Les canalicules secondaires de ce dernier ont une situation un peu différente par rapport aux canalicules primaires ; ils ne se terminent pas à l'uretère primaire, mais à des canalicules collecteurs dérivés de la partie terminale du canalicule rénal primaire, de la même manière que celui-ci se réunissait à un canal collecteur dérivé des canaux du pronéphros. Donc, dans un cas comme dans l'autre, les canaux sécréteurs se terminent à des canaux collecteurs ayant leur origine dans les canaux précédemment formés.

Les termes de pronéphros, mésonéphros, métanéphros peuvent tout au plus indiquer des parties inégalement différenciées de l'appareil excréteur. Dans ce cas même, cette distinction, n'est pas très commode. Les éléments de l'appareil excréteur sont d'autant plus perfectionnés qu'ils apparaissent plus tardivement. Les canalicules sécréteurs du métanéphros ayant la même origine que ceux du mésonéphros, on pourrait considérer le métanéphros comme une partie du mésonéphros ayant un uretère particulier. Mais dans ce cas, le rein inférieur des Elasmobranches est aussi un métanéphros. Il y a des différences, en ce qui concerne le mode de formation de l'uretère définitif des Amniotes et celui des Elasmobranches, mais ces différences ne sont que secondaires. L'essentiel est que dans un cas comme dans l'autre, l'uretère primaire prend part à la formation de l'uretère définitif et que la différenciation est conditionnée

dans les deux cas par les mêmes besoins physiologiques. Les différences de degré et les variations ne nous intéressent pas au point de vue où nous nous plaçons maintenant. On peut voir dans le mode de développement de l'uretère des Amniotes, un raccourcissement du développement. D'autre part, les uretères du mésonéphros des Oiseaux se forment de la même manière que l'uretère du métanéphros. Chez d'autres groupes aussi, l'uretère primaire forme des canalicules collecteurs pour le mésonéphros. Le métanéphros ne peut pas être caractérisé non plus par l'emploi différent du matériel d'origine, ni par l'endroit de formation.

Je crois, que si l'on continue à attacher ainsi de l'importance à chaque particularité, alors qu'il s'agit de tracer les grandes lignes du développement de l'appareil excréteur des Vertébrés, on multipliera encore le nombre des appareils et on compliquera davantage la nomenclature déjà sichargée. Pour ma part, il me semble plus logique de considérer l'appareil excréteur des Vertébrés comme restant toujours le même (*holonéphros* Price, Brauer), bien que se différenciant et se modifiant de plus en plus et cela parallèlement au perfectionnement de l'organisme et en rapport avec le développement des organes voisins et avec les relations contractées avec les glandes génitales. L'appareil excréteur commence à se former dans la partie supérieure de la cavité du corps, s'étend ensuite tout le long de celle-ci et enfin se concentre et se développe davantage à la partie inférieure. La partie sécrétrice est représentée d'abord par des évaginations cœlomiques, par des canaux segmentaires et enfin par des canalicules rénaux de plus en plus perfectionnés ; la partie excrétrice est représentée d'abord par l'uretère primaire et puis par des uretères de nouvelle formation et par un système de canalicules collecteurs de plus en plus développé. Les relations avec les glandes génitales amènent des modifications dans le rein et dans l'uretère primaire. Je crois avec Balfour que les tubes cœlomiques qui forment les canaux segmentaires sont homologues des évaginations cœlomiques qui forment l'uretère primaire et que le rein permanent des Amniotes représente

le rein inférieur des Elasmobranches. Comme le rein inférieur et le rein supérieur de ces animaux se forment de la même manière aux dépens des canaux segmentaires, ils ne représentent pas des organes différents. Le rein entier des Elasmobranches est l'homologue du rein entier des autres Anamniotes. Donc le rein reste partout le même organe. L'épididyme c'est du rein modifié ; le corps de Wolff c'est du rein atrophié ; le rein inférieur des Elasmobranches et le rein permanent de Amniotes ne sont que des parties plus perfectionnées du rein.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

A. — J'ai exposé, dans la première partie de mon travail, une série d'observations zoologiques sur les Elasmobranches. J'ai précisé, entre autres, la taille des animaux adultes pour les types que l'on rencontre à Roscoff. Les chiffres donnés dans les traités d'Ichtyologie sont très souvent arbitraires.

Je crois, qu'une des causes de l'état si embrouillé dans lequel se présente la question du système uro-génital de ces animaux, tient à ce que plusieurs auteurs ne sont pas suffisamment renseignés sur les animaux auxquels ils s'adressent. Il résulte de mes observations que les Elasmobranches, après la naissance, s'accroissent durant trois ou quatre ans avant d'atteindre l'état adulte. Ce n'est qu'après cet état jeune qu'apparaissent des caractères en rapport avec la maturité sexuelle et la taille reste ensuite à peu près stationnaire.

B. — De l'étude embryogénique et anatomique du système uro-génital des Elasmobranches, j'ai pu établir l'accord entre les données des auteurs anciens et des auteurs récents. Le désaccord tenait à ce que les observations des auteurs anciens étaient limitées à des animaux adultes, tandis que celles des auteurs récents sont généralement limitées à des stades embryonnaires très jeunes. Les Elasmobranches sont le groupe le plus curieux parmi les Vertébrés ; à côté de caractères primitifs, ils présentent des perfectionnements très élevés. Leur appareil excréteur rappelle au début les néphridies des Annélides ;

mais, dans la suite, ils devient et reste semblable à celui des Vertébrés supérieurs ; il subit des modifications graduelles correspondant au perfectionnement de l'organisme et aux rapports contractés avec les glandes génitales.

J'ai établi une distinction entre le canal segmentaire et le canalicule rénal ; jusqu'à présent ces deux conformations ont été confondues. J'ai poursuivi le développement du rein et sur cette question il n'y avait encore rien de précis. J'ai trouvé la signification des îlots de tissu lymphoïde qui se trouvent chez quelques types alternant avec les segments du rein et j'ai établi et expliqué la métamérie secondaire de celui-ci. J'ai porté mon attention :

a) Sur la participation de l'uretère primaire à la formation de la partie terminale des canaux segmentaires et des canalicules rénaux et à la formation de l'uretère définitif:

b) Sur les différences entre les deux sexes et sur les modifications en rapport avec la maturité sexuelle.

De la comparaison de l'appareil excréteur des Elasmobranches avec celui des autres Vertébrés (en laissant de côté les particularités et les variations) cet appareil m'apparaît composé, en ce qu'il a d'essentiel, de deux parties :

a) Une partie glandulaire composée de canaux sécréteurs (canaux segmentaires ou canalicules rénaux dérivés de ceux-ci) :

b) Une partie excrétrice, servant à l'évacuation du produit de la première partie, formée par l'uretère primaire ou les dérivés de celui-ci (uretère définitif et tubes collecteurs de divers ordres).

L'une et l'autre de ces parties est plus ou moins spécialisée suivant l'état de perfectionnement de l'organisme. En ce qui concerne le développement, ces deux parties ont une origine distincte et ne se réunissent qu'ensuite, donc l'appareil excréteur a une *ébauche double ;* pourtant, à l'origine, ces deux parties se confondent, dérivant l'une et l'autre, comme évaginations, de la même partie du feuillet moyen : le *néphrotome*.

L'étude du développement et de l'anatomie du système uro-

génital des Elasmobranches peut se résumer de la manière suivante.

I. — Aux dépens du néphrotome se forment deux catégories d'évaginations qui représentent les deux ébauches de l'appareil excréteur :

a) Une première catégorie dérive de la partie ventrale du néphrotome, dans un nombre restreint de segments supérieurs du corps;

b) Une deuxième catégorie d'évaginations (tubes ou vésicules cœlomiques dérivés des pièces intermédiaires) se forme dans presque tous les segments du corps : ces évaginations dérivent de la partie dorsale du néphrotome dans les segments où on rencontre les autres évaginations et dans les autres segments du néphrotome entier.

II. — *a*) Les évaginations cœlomiques de la première catégorie se dirigent vers l'ectoderme et s'unissent en une masse cellulaire commune ; celle-ci s'accroît sous la forme d'un cordon qui descend entre l'ectoderme et le mésoderme jusqu'au cloaque. Plus tard, les évaginations cœlomiques se confondent et le cordon se creuse d'une cavité, de sorte qu'aux dépens de la première catégorie d'évaginations se forme l'*uretère primaire* qui commence par un orifice dans la cavité générale. L'ectoderme ne participe nullement à la formation de ce conduit.

b) Les tubes cœlomiques se dirigent vers l'uretère primaire et leur partie terminale se dilate en ampoule. Le fond de celle-ci, qui représente le feuillet mésodermique pariétal, pousse une évagination vers l'uretère primaire ; aux points de contact, la paroi de celui-ci bourgeonne aussi. La réunion entre ces deux conformations est d'abord représentée par un pont cellulaire qui se creuse ensuite d'une cavité. Alors, nous sommes en présence des *canaux segmentaires*, qui établissent une communication entre la cavité générale et l'uretère primaire (stade néphridioïde).

On distingue dans chaque canal segmentaire trois parties : *a*) le *canalicule néphrostomique*, qui est sa partie initiale étroite en

communication avec la cavité générale par un entonnoir ; *b*) la *vésicule moyenne*, dérivant de la partie terminale dilatée du tube cœlomique ; *c*) le *canalicule de réunion*. Comme celui-ci a une ébauche double, la partie terminale du canal segmentaire dérive de l'uretère primaire et peut être considérée comme tube collecteur.

III. — Le *rein* dérive de canaux segmentaires, mais la partie initiale de ceux-ci ne contribue que partiellement à sa formation.

Le canalicule rénal primaire provient du canalicule de réunion et d'une partie de la vésicule moyenne.

Le reste de la vésicule moyenne forme en plusieurs points de son pourtour un blastème embryonnaire et sépare des lobes épithéliaux, ou forme seulement un blastème embryonnaire. Les lobes eux-mêmes séparent par leurs bords un pareil blastème; ce blastème mésenchymateux est un *tissu néphrogène*. Aux dépens des éléments de celui-ci se différencient des lobes épithéliaux semblables aux précédents. Ces lobes représentent l'origine des canalicules rénaux secondaires, tertiaires, etc. Ils prennent la forme des *cupules*, dont le fond s'allonge en cæcum et se réunit à une évagination formée par la partie terminale du canalicule rénal primaire ou d'un autre canalicule rénal précédemment formé. Dans la cavité des cupules proémine du blastème environnant contenant des lacunes sanguines. Aux dépens de ces éléments se complète la paroi de la capsule de Bowman et se forme le glomérule.

Le processus du développement du rein présente au commencement des différences suivant les types :

1) type *Acanthias*. La fragmentation de la vésicule moyenne et celle des lobes secondaires dérivés de celle-ci, est très nette. Ce n'est que les dernières générations des canalicules rénaux qui proviennent complètement du tissu néphrogène mésenchymateux.

2) type *Scyllium*. La transition entre les canaux segmentaires et le rein est très évidente. Les corpuscules de Malpighi primaires et quelquefois des corpuscules de Malpighi secondaires même, sont pendant quelque temps en relation avec le vestige de la vésicule

moyenne, par des canalicules intermédiaires qui ont la valeur de canalicules néphrostomiques de deuxième ordre. Ceux-ci se dissocient ensuite.

3) type *Raia*. Le mode de développement rappelle celui des Vertébrés supérieurs. Les parties initiales des canaux segmentaires se dissocient et perdent leur relation avec la cavité générale, avant la formation des corpuscules de Malpighi primaires. Le tissu néphrogène se présente sous la forme d'un cordon longitudinal.

Comme le canalicule rénal primaire dérive du canalicule de réunion et comme la partie terminale de celui-ci est formée par l'uretère primaire, on conçoit une participation de celui-ci à la formation du rein (tubes collecteurs ou parties terminales des canalicules rénaux).

IV. — Tant qu'il n'y a qu'un seul canalicule rénal par segment, la métamérie du rein correspond à la métamérie des canaux segmentaires; mais, dans la suite, le rein acquiert une *métamérie secondaire*, parce que, dans chaque segment rénal, les canalicules rénaux secondaires, tertiaires, etc., proviennent les uns du même canal segmentaire que le canalicule rénal primaire et les autres du canal segmentaire immédiatement inférieur.

V. — Le tissu nephrogène qui n'est pas employé à la formation des canalicules rénaux et de leurs corpuscules de Malpighi, forme du tissu conjonctif et du tissu lymphoïde.

VI. — Les parties initiales des canaux segmentaires qui ne participent pas à la formation du rein se comportent différemment. Elles peuvent persister telles quelles, se modifier ou s'atrophier en partie ou complètement. Les dérivés de ces parties sont :

a) les *canalicules néphrostomiques*, qui ne sont complets que chez les types les plus primitifs (*Squatina* et *Acanthias*) et seulement dans la région moyenne et inférieure du corps. Ils commencent dans la cavité générale par un entonnoir et à l'autre extrémité se terminent à des vestiges de vésicules moyennes situées entre les segments du rein et entourées de tissu lymphoïde. Chez d'autres types,

il n'y a qu'un nombre restreint de canalicules néphrostomiques incomplets, de même qu'un nombre très réduit d'entonnoirs qui souvent ne sont représentés que par des plages épithéliales ciliées. Chez la majorité des Elasmobranches, il ne persiste ni entonnoirs ni canalicules néphrostomiques.

b) Les *vaisseaux efférents*. Chez le mâle, un nombre variable de canalicules néphrostomiques supérieurs se transforment en vaisseaux efférents. Les entonnoirs de ces canalicules bourgeonnent, se réunissent et forment le *canal central du testicule* d'où partent les canalicules séminifères qui se réunissent aux ampoules testiculaires. A l'autre extrémité, les canalicules se terminent à des vestiges de vésicules moyennes qui se réunissent et forment le *canal longitudinal de l'épididyme*. Celui-ci est en relation avec un nombre de corpuscules de Malpighi, correspondant à celui des vaisseaux efférents, au moyen de *canalicules intermédiaires*. Souvent le canal longitudinal de l'épididyme n'est pas indiqué et chez les Raies, le premier canal segmentaire forme directement le vaisseau efférent, sans transformation préalable en rein et se continue directement avec la partie initiale du canal de Leydig.

VII. — Le rein présente un développement inégal, suivant la région du corps, suivant le sexe, suivant l'âge et suivant les différentes espèces. Toujours la partie inférieure (zone caudale ou rein proprement dit) est plus développée comme masse que la partie supérieure (zone craniale et médiane); celle-ci plus étendue en longueur, commence par être également développée chez le mâle et chez la femelle ; mais des différences s'établissent bientôt et s'accentuent ensuite. Chez le mâle, un certain nombre de segments supérieurs sont en relation avec les vaisseaux efférents et forment *l'épididyme* proprement dit ; quelquefois ces segments ne se développent même pas chez la femelle. Pendant le jeune âge, la partie supérieure fonctionne comme rein aussi bien chez le mâle que chez la femelle ; mais, chez les types les plus évolués (les Raies), dans tous les segments de cette partie du rein, chez le mâle et dans presque

tous chez la femelle, il ne se forme pas de corpuscules de Malpighi et les canalicules sont peu développés et non différenciés en zones.

VIII. — Les glandes génitales dérivent de la partie supérieure des plis génitaux; la partie inférieure de ceux-ci persiste quelquefois comme organe épigonal. Par suite des relations établies dans le temps entre ces glandes et l'appareil excréteur, il résulte des modifications dans celui-ci, aussi bien dans l'uretère primaire que dans le rein lui-même.

IX. — L'uretère primaire se comporte différemment chez le mâle et chez la femelle.

a) Chez la femelle, il se divise en deux suivant sa longueur : en une partie ventrale ou *canal de Müller* et en une partie dorsale ou *canal de Wolff*. La division commence à partir du niveau du premier canal segmentaire. La partie initiale de l'uretère primaire se continue avec le canal de Müller et forme la trompe de celui-ci. Le canal de Wolff sert comme uretère pour le rein supérieur et sa partie terminale se renfle en vessie urinaire; à leur terminaison, les deux canaux sont réunis dans un sinus commun qui s'ouvre par une papille à la face dorsale du cloaque. Les tubes collecteurs du rein inférieur se séparent et s'allongent aux dépens de la paroi dorsale du canal de Wolff; ils s'ouvrent isolément ou réunis en un uretère définitif dans la vessie urinaire ou dans le sinus urinaire.

b) Chez le mâle, le processus de division de l'uretère primaire est différent : le canal de Müller n'est représenté que par des rudiments (pavillon et utérus masculin) et l'uretère primaire devient presque entièrement *canal de Leydig*, qui ne coïncide pas avec le canal de Wolff de la femelle parce qu'il provient aussi de la partie ventrale de l'uretère primaire. Ce canal sert, pendant le jeune âge, comme uretère pour le rein supérieur chez les types où celui-ci est fonctionnel; chez l'adulte, il est exclusivement *spermiducte*. Le rein inférieur se sépare de l'uretère primaire. La paroi dorsale de celui-ci contribue davantage que chez la femelle à l'allongement des tubes collec-

teurs inférieurs et à la formation d'un uretère définitif, qui se sépare complètement du canal de Leydig.

X. — En rapport avec la maturité sexuelle, on observe les faits suivants :

a) Chez le mâle, le canal de Leydig s'allonge considérablement, décrit de nombreuses circonvolutions dans la partie supérieure ; la surface interne présente un grand nombre de plis et la partie terminale est renflée en vésicule séminale. Le rein supérieur complet (zone craniale et médiane) perd la fonction rénale et se transforme en glande génitale annexe. Si des corpuscules de Malpighi existent, ils s'atrophient, les canalicules s'élargissent, l'épithélium multiplie ses éléments et acquiert une structure semblable à l'épididyme des Vertébrés supérieurs. Au lieu de l'urine, le produit de sécrétion est un liquide blanchâtre qui sert de véhicule et de milieu trophique pour les spermatozoïdes. Ce rein transformé est la *glande de Leydig* des anciens auteurs.

b) Chez la femelle, le rein supérieur persiste comme organe urinaire, mais il est beaucoup moins développé que la glande de Leydig du mâle et que le rein inférieur. En outre, un nombre de segments du rein supérieur, de plus en plus considérable, suivant qu'il s'agit de types de plus en plus évolués, s'atrophie complètement. L'oviducte développe des glandes aux dépens de sa paroi propre pour fournir des produits accessoires aux produits génitaux (glande nidamentaire sécrétant l'albumine et la coque de l'œuf) ; sa partie terminale forme l'utérus.

XI. — Donc, par suite de ces modifications successives, le système uro-génital des Elasmobranches adultes est tout à fait comparable à celui des Vertébrés supérieurs. Les glandes génitales ont des conduits évacuateurs propres, dérivant comme chez ceux-ci de l'uretère primaire et étant conformés d'une manière semblable.

Le rein se trouve définitivement réduit à sa partie inférieure (zone caudale). Cette partie correspond au rein permanent des Vertébrés supérieurs ; elle est aussi perfectionnée que celui-ci et présente

les mêmes parties essentielles : *a*) des canalicules renaux dérivant du tissu néphrogène ; *b*) des tubes collecteurs et un uretère définitif dérivant de la paroi dorsale de l'uretère primaire. Le rein supérieur des Elasmobranches est tout à fait comparable au corps de Wolff des Vertébrés supérieurs.

Pour ces motifs, loin de voir dans l'évolution de l'appareil excréteur des Vertébrés, un hiatus entre les Anamniotes et les Amniotes, je crois au contraire que les Elasmobranches présentent la plus démonstrative transition.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1890 Alcock (A.). Observations on the gestation of some Sharks and Rays. (*Journal Asiatic Soc. Bengal*, LIX, 2).

1879. Balbiani (G.). Leçons sur la génération des Vertébrés. Paris.

1876*a* Balfour (F.-M.). On the Origin and History of the Urinogenital Organs of Vertebrates. (*Journ. of Anat. and Phys.*, X).

1878*b*. A Monograf on the development of Elasmobranch Fishes, London.

1887. Beard (J.). The origin of the segmental duct in Elasmobranchs. (*Anat. Anz.*, II).

1761. Bohadsch. De animalibus marinis. Dresde.

1904*a*. Borcea (I.). Sur les entonnoirs segmentaires du *Centrina Salviani*, ♂ (*Bull. Soc. sc. méd. Ouest*, XIII, 1).

— *b*. Sur la glande nidamentaire de l'oviducte des Elasmobranches (*C. R. Acad. Sci.*, CXXXVIII).

— *c*. Des différences de structure histologique et de sécrétion entre le rein antérieur et le rein postérieur chez les Elasmobranches mâles. (*C. R. Acad. Sci.*, CXXXVIII).

— *d*. Quelques observations sur une Epinoche : *Gasterosteus aculeatus*, L. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXIX).

— *e*. Sur un cas de conformation anormale de l'oviducte droit chez une petite Roussette : *Scyllium canicula* ♀ (*Bull. Soc. Zool. France*, XXIX).

— *f*. Quelques considérations sur l'appareil urinaire des Elasmobranches. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXIX).

— *g* Sur le développement du rein et de la glande de Leydig chez les Elasmobranches. (*C. R. Acad. Sci*, CXXXIX).

— *h*. Note complémentaire sur la morphologie du rein des Elasmobranches. (*Bull. Soc. Zool. France*. XXIX).

1905*i*. Borcea (I.). Sur quelques faits relatifs au développement du rein des Elasmobranches (*C. R. Acad. Sci.*, CXL).

1902. Brauer (A.). Beiträge zur Kenntnis der Entw. und Anat der Gymnophionen. (*Zool. Jahrb.*, Anat. Abt. XVI).

1877. Braun (M.). Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. (*Arb. Zool. Zoot. Würzburg*, IV).

1860. Bruch (E.). Etudes sur l'appareil de la génération chez les Sélaciens. Thèse. Strasbourg.

1805. Cuvier (G.). Leçons d'Anatomie Comparée. Paris.

1903. Drzewina (A.). Sur le tissu lymphoïde du rein du *Proteus anguineus*, L. (*C. R. Soc. Biol.*, LV).

1897*a*. Felix (W.). Beiträge zur Entwickgs. der Salmoniden. (*Anat. Hefte*, 25/26).

1904*b* Entwickelungsgeschichte der Exkretionssystems. (*Ergebn. der Anat. u. Entw.*, XIII).

1878*a* Fürbringer (M.). Zur vergl. Anat. u. Entwickgs. der Excretionsorgane der Vertebraten. (*Morph. Iahrb.*, IV).

1879*b*. Uber die Homologie der sogen. Segmentalorgane der Anneliden und Vertebraten. (*Morph. Iahrb.*, IV).

872. Gerbe (Z.). Recherches sur la segmentation de la cicatricule et la formation des produits adventifs de l'œuf des Plagiostomes. (*Journal Anat. et Phys.*).

1897. Gregory (E.-R.). Origin of the pronephric Duct in Selachians (*Z. Bull.*, Boston, I).

1903. Grynfeltt (E.). Recherches anatomiques et histologiques sur les organes surrénaux des Plagiostomes. Thèse. Paris.

1897*a*. Guitel (F.). Sur un procédé facilitant la recherche des entonnoirs segmentaires du rein des Sélaciens. (*Archives Zool. exp. et gén.* S. III, T. V.).

1900*b*. Sur les néphrostomes et les canaux segmentaires de quelques Sélaciens (*Squatina*, *Scyllium*, *Centrina*, etc.). (*Archives Zool. exp. et gén.*, S. III, T. VIII).

1886. Haddon. Suggetion respecting the epiblastic origin of the segmental duct. (*Proc. of the Roy. Dublin Soc.*, New S. V).

1901. Haller (B.). Uber die Urniere von *Acanthias vulgaris*, ein Beitrag zur Kenntnis sekundärer Metamerie. (*Morph. Jahrb.* XXIX).

1897. Hammar (A.). Ueber Secretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes. (*Archiv. f. Anat. u. Phys.*, Suppl.).

1893. Henneguy (L.-F.). Sur la structure de la glande nidamenteuse de l'oviducte des Sélaciens. (*C. R Soc. philomath.*, Paris. n° 16).

1900. Henry (A.). Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme, chez les Vertébrés supérieurs (*Arch. Anat. micr.* III.).

1890. Howes (G.-B.). Variation in the Kidney of the common Thornback (*Raia clavata*). *Journ. Anat. and Phys.* XXIV).

1850. Hyrtl (I.). Ueber weibliche Oviducte bei männlichen Chimaeren und eine männliche Vesicula seminalis bei Weibchen (*Sitzungsber. der math. naturwis. Classe der K. Akad. der Wiss.*, XI).

1891. Laguesse (E.). Sur le développement du mésenchyme et du pronéphros chez les Sélaciens. (*C. R. Soc. Biol.*, S. IX, T. III)

1889. Lataste (F.). Sur le blanc d'œuf. (*C. R. Soc. Biol.* T. I).

1851*a*. Leydig (F.). Zur Anatomie und Histologie der *Chimaera monstruosa*. (*Archiv. f. Anat. Phys. u. wiss Medicin*, Berlin).

1852*b*. Leydig (F.). Beiträge zur mikroscopischen Anat. und Entwickgs. der Rochen und Haie. Leipzig

1856. Martin-Saint-Ange. Etude de l'appareil reproducteur dans les cinq classes d'animaux Vertébrés. (*Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences de l'Institut impérial de France*, XIV).

1891. Mehrdorf (C.) Beiträge zur Kenntniss des anat. Baues und Entw. der embr. Anhangsgebilde bei den lebendig gebärenden Haifischen. Rostock.

1875. Meyer (F.). Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. (*Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Leipzig*).

1868. Milne-Edwards (H.). Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris.

1885. Mihalkowics (G.-v.). Untersuchungen über die Entwicklung des Harn und Geschlechtsapparates der Amnioten. (*Internat. Monatschrift f. Anat. u. Hist.*, II).

1885. Mœbius. Ueber die Eigenschaft und den Ursprung der Schleimfäden des Seestichlingnestes in der Niere. (*Arch. f mikr. Anat.* XXV).

1881. Moreau (E.). Histoire Naturelle des Poissons de la France. Paris.

1829*a*. Müller (I.). Ueber die Wolff'schen Körper bein den Embryonen der Frösche und Kröten. (*Meckel's Archiv. f. Anat. und Phys*)

1830*b*. De glandularum secernentium structura penitiori earumque prima formatione in homine atque animalibus; *Comentatio anatomica*. Lipsiae.

1840*c*. Ueber den glatten Hai des Aristoteles, und über die Verschiedenheiten unter den Haifischen und Rochen in der Entwickelung des Eies (*Abhand. d. Berlin. Akad. Wiss.* Ph. Kl.).

1843*d*. Untersuchungen über die Eingeweide der Fische, Schluss der vergl. Anat. der Myxinoïden (*Abhand. d. Berlin. Akad. Wiss.* Ph. Kl.).

1875. Müller (W.), Ueber das Urogenitalsystems des Amphioxus und der Cyklostomen (*Jen. Zeitschr. f. Nat.*, IX.).

1889. Nagel. Ueber die Entwick. des Urogenitalsystems des Menschen (*Arch. f. mikr. Anat.* XXXIV.).

1890. Parker (T.-I.), Note on the Foetal Membranes of *Mustelus antarcticus* (*Trans. of the New-Zealand Institut.* XXII.)

1884. Perravex (E.), Sur la formation de la coque des œufs du *Scyllium canicula* et *S. catulus* (*C. R. Acad. Sci.*, XCIX.).

1877. Petri (K. R.), Die Copulationsorgane der Plagiostomen (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*).

1896 *a*. Price (G.-C.), Zur ontogenie eines Myxinoïden (*Sitzungsber. der math. ph. Kl. Akad. Wiss.*, München, XXVI.).

— *b*. Some points in the development of a Myxinoïd : *Bdellostoma Stouti*, L. (*Anat. Verh.* Berlin.).

1896. Rabl (C.), Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems der Selachier (*Morph. Jahrb.* XXIV).

1898*a*. Redeke (H.-C.), Onderzoekingen betreffende het urogenitaalsystem der Selachiers en Holocephalen. Akademisch Proefschrift Amsterdam.

1899*b*. Kleine Beiträge zur Anatomie der Plagiostomen (*Tijd. Nederl. Dierk. Ver. Deel.* 6.).

1904. Regaut et Policard Recherches sur la structure du rein de quelques Ophidiens (*Arch. Anat. micr.* VI).

1554. Rondelet (*Gulielmi Rondeletii Libri de piscibus marinis, Lugduni.*)

1888*a*. Rückert (I), Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern (*Arch. f. Anat. u. Entwickly.*).

1892*b*. Entwickelung der Exkretionsorgane (*Anath. Hefte.* 2 Abth. *Ergebnisse der Anat. u. Entw.*).

1895. Sauer (H.), Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei den Harnabsonderung (*Arch. f. mikr. Anat.* XXXXVI.).

1897. Schneider (G.), Ueber die Niere und die Abdominalporen von *Squatina angelus* (*Anat. Anz.* XIII, 15).

1902. Schreiner (K.-E.), Ueber die Entwickelung der Amniotenniere (*Zeitschr. wiss. Zool.* LXXI.).

1891. Semon (R.), Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.* XIX.).

1874*a*. Semper (C.), Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen (*Arb. zool. zool. Inst Würzburg.* II.).

1875*b*. Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere (*Arb. zool. zool. Inst. Würzburg*, II.).

1840*a*. Stannius (H.), Ueber die männlichen Geschlechtstheile der Rochen und Haien (*Archiv. f. Phys. und. w. Medicin.*).

1854*b*. Handbuch der Zootomie. H. 1. Zootomie der Fische.

1885*a*. Vaillant (L.), Remarques sur l'orientation des œufs dans l'utérus, chez les poissons Elasmobranches ovipares (*Bull. Soc. Philomath* Paris. VIII.).

1886*b*. Sur les dimensions comparatives des adultes et des jeunes chez un poisson Elasmobranche : l'*Alopias vulpes* (*Bull. Soc. Philomath. Paris.* t. X.).

1902. Vialleton (L.), Caractères lymphatiques de certaines veines chez quelques Squales (*C. R. Soc. Biol.* t. LIV).

1859. Vogt et Pappenheim, Recherches sur l'Anatomie Comparée des organes de la génération chez les animaux Vertébrés (*Annales des Sc. Nat.* Zoologie, t. XI et XII.).

1886*a*. Wyjhe (J.-W. van), Die Betheiligung des Ectoderms an der Entwicklung des Vornierenganges (*Zool. Anz.*, IX.).

1888*b*. Ueber die Entwicklung des Excretionssystems und anderer Organe bei Selachiern (*Anat. Anz.*, III.).

1889*c*. Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Excretionssystems bei Selachiern (*Arch. f. mikr. Anat.* XXXIII.).

1898*d*. Ueber die Betheiligung des Ectoderms and der Bildung des Vornierenganges bei Selachiern (*Verh. Anat. Ges.* 12.).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XV

Fig. 1. Organes génito-urinaires du côté gauche chez *Squatina angelus*, mâle adulte ; (2/3). Le spermiducte a été enlevé dans la préparation, sur presque toute sa longueur, sauf la vésicule seminale, afin qu'on puisse observer le trajet des canalicules néphrostomiques aboutissant aux vésicules segmentaires. La vésicule séminale et l'utérus masculin sont déplacés et rejetés de côté.

Fig. 2. Les canalicules néphrostomiques, les vésicules segmentaires, le rein avec ses conduits et la partie terminale de l'oviducte chez *Squatina angelus*, femelle adulte ; (2/3).

PLANCHE XVI

Fig. 3. Les organes génito-urinaires du *Galeus canis*, mâle adulte ; (1/2). A gauche (dans la figure) l'utérus masculin, la vésicule séminale et l'uretère sont en place ; à droite ils sont rejetés de côté, afin qu'on puisse observer les canalicules collecteurs des segments inférieurs du rein.

Fig. 4. Organes génito-urinaires de *Galeus canis*, femelle adulte : (1/2). Le rein gauche et ses conduits sont en place. L'oviducte gauche, l'ovaire et l'organe épigonal avec le mésoarium sont rejetés du côté droit, de sorte que le rein de ce côté n'est pas visible. La partie initiale de l'oviducte gauche et l'oviducte droit presque entièrement (sauf ses extrémités) ont été enlevés de la préparation.

Abréviations pour les figures des planches et du texte :

a. aorte.
c. ax. corps axillaire.
b. bourgeon ou renflement.
c. c. canal central du testicule.
c. g. cavité générale.
c. l. e. canal longitudinal de l'épididyme.
c L. canal de Leydig.
c. M. canal de Müller.
c. W. canal de Wolff.
c. s. canalicule néphrostomique (partie initiale du canal segmentaire).
c. sr. corps surrénal.
D. dorsal.
e. entonnoir.
e. i. épithélium interne.
f. filament de sécrétion.
g. d. glande digitiforme.
g. n. glande nidamentaire.
g. L. glande de Leydig.
i. partie initiale du canalicule de réunion ou du canalicule rénal.
ir. corps interrénal.
l. lamelle.
l. i. lobe inférieur.
l. s. lobe supérieur.
m. partie moyenne du canalicule rénal.
O. ovaire.
o. oviducte.
o. e. organe épigonal.
p. péritoine.
q. canalicule ou pédicule intermédiaire.
p. g. pli germinatif.
R. rein.
r. intestin terminal.
S. R. segment du rein.
s. p. segment primordial.
s. u. sinus urinaire.
T. testicule.
t. partie terminale du canalicule rénal.
T. c. tube cælomique.
t. c. tube collecteur.
t. gl. tube glandulaire.
t. l. tissu lymphoïde.
t. n. tissu néphrogène.
tr. trompe.
u. uretère définitif.
u. m. utérus masculin.
u. p. uretère primaire.
ut. utérus.
v. veine efférente du système porte rénal.
V. ventral.

v. e. vaisseau efférent du testicule.
v. m. vésicule moyenne ou vestiges de celle-ci.
v. s. vésicule séminale.
v. u. vessie urinaire.
I. corpuscule de Malpighi primaire.
II. — — secondaire.
III. — — tertiaire

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Introduction 199
Première Partie. — Aperçu de la faune des Elasmobranches à Roscoff. . . 202
Deuxième Partie. — Exposé critique succinct des travaux relatifs au système uro-génital des Elasmobranches. 215
Troisième Partie. — Observations embryogéniques, anatomiques et histologiques sur le système uro-génital des Elasmobranches. 246
Chapitre I. — Developpement.
§ 1. Considérations générales 246
§ 2. Technique 254
§ 3. Observations. 254
§ 4. Conclusions 333
Chapitre II. — Anatomie et histologie.
§ 1. Glandes génitales. 344
§ 2. Entonnoirs, canalicules néphrostomiques et vestiges de vésicules segmentaires ; îlots de tissu lymphoïde ; vaisseaux efférents et canal longitudinal de l'épididyme 348
§ 3. Rein, épididyme et glande de Leydig ; leurs conduits évacuateurs 363
§ 4. Structure du rein, de la glande de Leydig et de leurs conduits. 397
§ 5. Oviductes 409
Quatrième Partie. — Le système uro-génital des Vertébrés dans ses rapports avec celui des Elasmobranches. 436
Résumé général et conclusions. 470
Index bibliographique. 478
Explication des planches. 482
Table des matières 484

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome IV, p. 485 à 640. pl. XVII à XXIV
1er Juin 1906

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE ET LE DÉVELOPPEMENT DES HYMÉNOPTÈRES PARASITES

LES PLATYGASTERS

PAR

PAUL MARCHAL

Professeur à l'Institut National Agronomique

Les Platygasters sont de minuscules Hyménoptères parasites appartenant à la famille des Proctotrypides. A part quelques rares exceptions dont l'existence demanderait à être contrôlée, toutes les espèces de Platygasters, dont le parasitisme est actuellement connu, vivent aux dépens de larves de Diptères Tipulides et en particulier des larves de Cécidomyies [1].

On sait que les Cécidomyies sont des moucherons dont l'aspect rappelle celui de minuscules moustiques et qu'un très grand nombre des espèces qui constituent cette innombrable famille déterminent sur les plantes des galles de formes très diverses, aux dépens desquelles l'Insecte se nourrit pendant sa vie larvaire. C'est en ouvrant

[1] Il n'y a pas à tenir compte de l'affirmation contraire de KULAGIN (1898) qui prétend que les Platygasters ne sont pas seulement polyphages, mais pantophages : elle ne repose sur aucun fait sérieusement établi.

les galles déterminées par ces Cécidomyies, en retirant les petites larves qui se trouvent à leur intérieur, et en ouvrant ces dernières sous le microscope que l'on peut mettre en évidence les différents stades évolutifs des Platygasters.

L'ancien genre qui les comprenait a été aujourd'hui démembré et élevé lui-même au rang de sous-famille sous le nom de *Platygasterinæ*. Tous les Insectes dont nous étudierons la biologie et le développement dans ce mémoire, appartiennent à cette sous-famille et, pour simplifier, nous les désignerons sous le nom vulgaire de *Platygasters*, bien que, en réalité, cette dénomination doive être prise, au point de vue générique, dans un sens beaucoup moins étendu que celui que nous lui attribuons [1].

Les curieuses particularités de leur biologie et l'étrangeté de leurs formes larvaires ont depuis longtemps attiré l'attention ; mais le petit nombre des types étudiés, l'insuffisance du matériel mis en œuvre ou l'imperfection des méthodes appliquées par les auteurs, ne permettaient guère de se rendre compte de la genèse et de la signification des faits observés.

Je me suis efforcé dans ce mémoire, de suivre, d'une façon aussi complète que possible, l'évolution d'un type de Platygaster (*Synopeas rhanis*) et d'étudier quelques autres espèces d'une façon suffisante pour les mettre en parallèle avec le type précédent, en fixant particulièrement mon attention sur les phénomènes liés aux conditions spéciales de la vie parasite, sur les modifications du type fondamental de développement qui en résultent, sur l'interprétation morphologique des différents stades et sur les réactions provoquées sur les tissus de l'hôte par la présence de l'organisme parasite.

1 Il ne sera peut-être pas inutile de rappeler ici la classification des Proctotrypides. D'après Kieffer (Species des Hyménoptères, T. IX, 1904, p. 10) cette famille, qui est loin d'être homogène, comprend les tribus suivantes :

Dryininæ, Bethylinæ, Emboliminæ, Helorinæ, Ceraphroninæ, Proctotrypinæ, Belytinæ, Diapriinæ, Scelioninæ, Platygasterinæ, Mymarinæ. Celle des *Platygasterinæ* est une des plus riches en espèces. Les quatre premières tribus et la dernière sont des groupes isolés n'ayant que peu de rapports avec les autres groupes qui représentent les Proctotrypides typiques.

Historique.

Le meilleur travail qui ait été publié sur les Platygasters est le premier en date, celui de Ganin qui remonte à 1869, c'est-à-dire à une époque où les méthodes techniques ne permettaient pas encore de pénétrer dans leurs détails les phénomènes du développement. Ganin a étudié l'évolution de plusieurs espèces de Proctotrypides et en particulier d'un Platygaster vivant en parasite dans la larve d'une Cécidomyie indéterminée, mais qui, d'après les données biologiques fournies par l'auteur, ne peut-être que *Perrisia marginemtorquens* Winn. On sait que cette espèce détermine à l'état larvaire un enroulement marginal par en bas, occupant une grande partie du limbe, tacheté de jaune ou de rouge, sur diverses espèces de Saules et surtout sur *Salix viminalis*.

Ganin n'a pas observé la ponte du Platygaster ; mais il a pu étudier et représenter d'une façon assez exacte les stades les plus précoces : L'œuf, entièrement dépourvu de vitellus nutritif, est pourvu d'un pédoncule assez long. Il gonfle après la ponte, et au premier stade observé, on trouve à son intérieur une cellule plongée dans un vitellus transparent, pourvue d'un noyau avec nucléole et qui, conformément aux idées du temps, serait apparue spontanément. A ce stade en succède un autre à 3 cellules : la cellule centrale, en se multipliant par voie endogène, donne naissance à une masse cellulaire qui constitue l'embryon. Les deux cellules périphériques, en se multipliant par division, donnent naissance à une couche cellulaire enveloppant la masse embryonnaire centrale et qui constitue l'amnios.

Ganin décrit ensuite la formation de l'embryon ; mais les phénomènes principaux qui président à sa différenciation lui échappent ou sont interprétés par lui d'une façon erronée : il était d'ailleurs difficile qu'il en fût autrement, étant donnée l'insuffisance des méthodes que l'auteur avait alors à sa disposition. Pour Ganin, les cellules qui forment la morula embryonnaire, après s'être multipliées se différencient en deux catégories distinctes : l'une constitue une couche

périphérique d'aspect blastodermique, réfringente et formée de cellules cylindriques : elle formera l'hypoderme (couche épidermique). L'autre est composée de cellules plus arrondies : celles qui occupent la partie centrale (endoderme) grossissent beaucoup et se disposent de façon à former la paroi de l'intestin moyen ; celles qui occupent une position intermédiaire entre les précédentes et la couche périphérique sont de nature mésodermique et un certain nombre se disposent en cordons longitudinaux pour former les muscles. Nous verrons que cette manière de concevoir le développement des Platygasters n'est nullement conforme à la réalité : le stade blastula qui précède la différenciation embryonnaire a complètement échappé à l'auteur. En décrivant la façon dont se constitue le corps de la larve, il confond ensuite les deux faces ventrale et dorsale, prenant l'une pour l'autre.

A Ganin revient, en tout cas, le mérite d'avoir découvert la curieuse forme larvaire des Platygasters dont l'aspect rappelle celui d'un Copépode et qu'il désigne pour cette raison sous le nom de *larve cyclopoïde*. Il l'observa au sortir de l'amnios, la décrivit, sans pourtant préciser la signification et les homologies des organes qu'elle présente, et constata qu'elle était dépourvue d'appareils nerveux, musculaire et respiratoire.

A cette première forme larvaire, Ganin vit succéder une deuxième forme totalement différente et, d'après lui, cette métamorphose s'effectue au moyen d'une mue au cours de laquelle le dernier segment abdominal serait entièrement éliminé ; cette larve secondaire est ovalaire ; sa segmentation est indiquée seulement par la disposition métamérique des muscles, elle ne présente plus les appendices caractéristiques de la première forme.

D'après Ganin, la plus grande partie des organes internes de cette larve se développe d'une façon indépendante de ceux de la première larve et au moyen d'une formation embryonnaire spéciale qui ne fait son apparition que chez la larve secondaire et qui prend naissance par suite de l'épaississement de l'hypoderme sur la face ventrale de la larve cyclopoïde ; il assimile cet épaississement à une

bandelette germinative de formation tardive et, d'après lui, le système nerveux, les glandes génitales, les glandes salivaires se développent à ses dépens : seul, le volumineux estomac de la larve secondaire devrait son origine au tube digestif indifférencié de la première larve.

Enfin Ganin décrit une troisième forme larvaire succédant à la précédente et qui s'en distingue par sa forme plus allongée, par l'annellation du corps bien marquée, par la présence de petits crochets mandibulaires, d'un système trachéen et de disques imaginaux.

Après avoir étudié quelques types de Proctotrypides ou de Chalcidides (*Teleas, Polynema, Ophioneurus*), l'auteur russe aborde les conclusions et les considérations générales : Tous les œufs de ces Insectes sont extrêmement petits, transparents, incolores et ne contiennent, pour ainsi dire, pas de vitellus nutritif; la segmentation totale est liée à cette particularité. L'animal quitte toujours l'œuf à un degré de développement très peu avancé; un fait remarquable, bien mis en lumière par l'auteur, c'est que certains organes typiques et très importants n'apparaissent chez le Platygaster que lorsque l'animal mène déjà depuis quelque temps une vie indépendante en dehors de l'œuf, et lorsque la larve est déjà très différenciée extérieurement. Pour Ganin, le développement des Platygasters ne commence à ressembler à celui des autres Arthropodes qu'au moment où se constitue la deuxième forme larvaire, et la première forme semble se comporter comme un œuf véritable dans lequel prendront naissance secondairement la bandelette germinative et tous les processus embryogéniques qui caractérisent le premier développement embryonnaire des autres Arthropodes; cette manière de voir est, comme nous le verrons, excessive; mais il n'en est pas moins vrai que l'opposition qui existe entre la différenciation morphologique extérieure des larves primaires des Platygasters et l'état rudimentaire de leur organisation interne constitue l'un des traits les plus caractéristiques de l'évolution de ces Hyménoptères.

En 1898, Kulagin publia un mémoire sur le développement des

Platygasters. Le type qu'il observa est le « *Platygaster instricator* » qui pond ses œufs dans les larves d'une Cécidomyie vivant à l'état larvaire dans un enroulement marginal de la feuille de Chêne. Quel est ce « *Platygaster instricator* »? Il semble que l'auteur soit bien mal informé sur les difficultés que présente l'identification de ces animaux pour lancer sans aucun éclaircissement ce nom dans son mémoire. Où a été décrit le problématique *P. instricator* auquel ne se trouve joint aucun nom d'auteur et qui ne figure pas dans les catalogues les plus récents? Ce vocable a-t-il été forgé par Kulagin? Mais l'auteur devrait alors nous en avertir et donner la description de l'espèce qu'il considère comme nouvelle. Enfin quel est le sens étymologique de « *instricator* »? Faut-il y voir une corruption du mot *intricator* venant de *intricare* qui signifie embarrasser, embrouiller, et une allusion à la perplexité dans laquelle doit nous plonger toute recherche relative à l'identification de ce parasite? Ce sont des questions auxquelles seul M. Kulagin pourrait peut-être répondre. Quant à l'hôte qui héberge le parasite observé par Kulagin, il est plus facile de l'identifier, et bien qu'il l'ait laissé indéterminé, il ne semble pas douteux qu'il s'agisse de *Macrodiplosis volvens* Kieffer, dont la larve détermine un étroit enroulement marginal par en haut sur les feuilles du Chêne.

Outre ce Platygaster problématique sur lequel portent les principales recherches de Kulagin, le même auteur parle aussi du *Platygaster Herrickii* dont il figure la larve, qu'il aurait trouvée dans les larves mineuses d'*Agromyza*. On sait que *Platygaster Herrickii* Packard est un parasite américain de la Cécidomyie destructive et qu'il y a par suite bien peu de chances pour le rencontrer en Europe dans la larve d'un Diptère appartenant à une famille qui, jusqu'à présent, n'a jamais été signalée comme parasitée par les Platygasters. Pourquoi Kulagin a-t-il donné à l'adulte (non observé) de la larve qu'il a étudiée, le nom de *Platygaster Herrickii*, plutôt que tout autre nom emprunté au hasard à la liste des Platygasters connus, c'est un mystère que je ne me chargerai pas d'éclaircir. D'ailleurs

le dessin de la larve qu'il a figurée sous ce nom est suffisamment édifiant ; il ne représente certainement pas une larve de Platygaster, mais probablement une larve de Chalcidien.

Enfin Kulagin aurait aussi observé un *Platygaster spec.*, vivant chez une larve de *Phytomyza* et un Platygaster également indéterminé, hébergé par la larve de *Hyponomeuta pomonella* (sic). Il est regrettable que, dans ces deux cas, il s'agisse encore d'hôtes non parasités par les Platygasters [1] et que, d'après les particularités signalées par l'auteur, les parasites en question soient vraisemblablement des larves de Chalcidiens.

Nous donnons ci-dessous, d'après Kulagin, le résumé des principaux faits relatifs au Platygaster de la Cécidomyie des feuilles de Chêne (*P. instricator*). Il se trouve parfois que les assertions contenues dans son mémoire sont conformes à la réalité : si toutefois l'on se reporte aux planches qui accompagnent le texte, on sera conduit à se demander si l'auteur n'a pas employé pour ses recherches embryogéniques la même méthode que celle qui lui a servi à déterminer ses matériaux d'études.

Donc, d'après Kulagin, le premier noyau de segmentation du *P. instricator* se divise d'abord en deux et, après une série de bipartitions, on obtient un stade avec un assez grand nombre de noyaux qui se portent à la périphérie pour former un blastoderme ; il n'existe pas de multiplication endogène et l'amnios se sépare tardivement en même temps que se constitue le blastoderme, une partie des cellules de segmentation émigrant au dehors et se rangeant autour de l'œuf d'une façon plus ou moins irrégulière, pour former, en fin de compte, une enveloppe cellulaire entourant l'embryon. Le blastoderme, au début, forme une seule couche de cellules et l'embryon réalise la forme d'une blastula. Contrairement à l'assertion de Ganin, une bandelette primitive apparaîtrait aussitôt après la formation du blastoderme ; elle se traduit, d'après l'auteur, par l'apparition d'un épaississement sur

[1] Il est vrai que l'auteur ne s'embarrasse pas pour si peu et conclut que les Platygasters sont pantophages !

la face ventrale: les cellules de la face ventrale prennent une forme haute et cylindrique, puis subissent une forte division ; la bandelette ainsi constituée apparaît d'abord comme une région très étroite qui s'élargit ensuite de plus en plus, pour s'étendre sur la moitié de la circonférence de l'embryon.

En même temps que se forme la bandelette, on peut constater que deux ou trois couches de cellules se sont constituées ; c'est à ces couches que Kulagin donne arbitrairement les noms d'ectoderme, de mésoderme et d'endoderme. Le processus de délamination qui leur donne naissance n'a d'ailleurs pas lieu, d'après l'auteur, uniquement au niveau de la bande germinative ; mais il se poursuit encore sur toute l'étendue du blastoderme et il se forme ainsi sur toute la périphérie du germe une couche interne, qui, sur la face ventrale, est formée de trois ou quatre rangs de cellules et sur la région dorsale de deux seulement ; il en résulte que l'endoderme et le mésoderme se constituent simultanément par délamination.

Dans ce qui précède la reconnaissance d'un stade blastula chez les Platygasters, contrairement à l'opinion de Ganin, qui décrit une sphère cellulaire pleine, est un fait exact et dont la constatation revient à Kulagin [1].

Quant aux autres conclusions relatives à la formation des feuillets, il se peut qu'elles soient correctes pour le type étudié par Kulagin et nous avons rencontré certains Platygasters où les choses paraissent se passer d'une façon analogue. Et pourtant, si l'on se reporte aux figures à peu près inintelligibles qui servent à illustrer les phénomènes décrits dans le texte, on se demande comment l'auteur a pu considérer les préparations qu'il avait à sa disposition comme suffisantes pour lui permettre d'édifier ses conclusions.

Après l'étude de la formation des feuillets, vient celle du développement de la forme extérieure du corps. Sur ce point, le résultat des recherches de Kulagin est nul et comporte des erreurs telles que

[1] Ainsi que nous le verrons, Metchnikoff (1866) avait très antérieurement constaté ce fait pour un autre Proctotrypide voisin des Téléas.

la confusion des deux faces, la face ventrale étant prise pour la face dorsale et inversement, erreur qui d'ailleurs avait été déjà faite par Ganin.

Au point de vue de la formation des organes, Kulagin soutient que le système nerveux se différencie aux dépens de l'ectoderme dans l'embryon, avant la sortie de l'œuf, et qu'il est représenté chez la première forme larvaire cyclopoïde par deux ganglions céphaliques et un cordon ventral : cette manière de voir est erronée ; la figure 12, sur laquelle s'appuie l'auteur, est, il est vrai, bien difficilement interprétable, mais montre néanmoins sur quelles bases peu solides l'auteur peut étayer son opinion.

Kulagin reconnaît ou admet que les glandes salivaires, l'intestin antérieur ou l'intestin postérieur sont des dérivés de l'ectoderme. Quant et l'intestin moyen, il se constitue chez le *Platygaster Herrickii* (Kulagin, nec Packard), qui très probablement n'est pas un Platygaster, aux dépens de deux groupes de cellules placées aux extrémités du stomodaeum et du proctodaeum et continue à s'accroître non seulement par la multiplication de ces cellules, mais par l'adjonction des cellules endodermiques indifférenciées qui occupent la partie moyenne de l'embryon.

Outre les deux mémoires de Ganin et de Kulagin, nous devons aussi mentionner ceux de Metchnikoff et de Ayers, qui, s'ils ne se rapportent pas directement aux Platygasters, traitent pourtant du développement d'Hyménoptères très voisins de ces Insectes (sous-famille des *Scelioninæ*), et qui, en raison des documents qu'ils renferment, méritent d'être examinés avec attention.

Metchnikoff, en 1864, c'est-à-dire avant même les travaux de Ganin, a étudié le développement d'une espèce alors indéterminée, appartenant à la sous-famille des *Scelioninæ*, parasite des œufs de *Gerris lacustris* et qu'il pensa devoir rapporter au genre *Teleas*. C'est cette espèce, ou une espèce extrêmement voisine, présentant la même larve, les mêmes caractères et vivant également en parasite dans les œufs de Gerris, que j'ai décrite en 1900 sous le nom de

Limnodytes gerriphagus. Malgré le petit nombre de lignes que l'auteur consacre à l'étude de cet Insecte, il indique à grands traits et d'une façon qui paraît très juste les principaux phénomènes du développement et il est à noter que les phénomènes observés par Metchnikoff chez les Scelionides se rapprochent beaucoup de ceux que j'ai observés moi-même chez les Platygasters, tandis que les descriptions données par Ganin et surtout par Kulagin pour l'évolution de ces derniers Insectes s'écartent au contraire considérablement de celle de Metchnikoff et de la mienne. Il en résulte que la dissemblance fondamentale qui semblerait exister d'après les travaux antérieurs entre le développement des Scelionides et celui des Platygasters n'existe pas.

Le premier stade observé par Metchnikoff est représenté par une blastula, dont la cavité correspond à l'emplacement du vitellus absent. Il assimile cette cavité à une cavité de segmentation comparable à celle de certaines Daphnides et des Copépodes. En dehors du blastoderme qui est formé de cellules cylindriques, se trouve en outre un amas de cellules arrondies. Ces dernières donnent naissance à une enveloppe qui finit par entourer tout le blastoderme, se comportant ainsi d'une façon analogue à un amnios. Avant que le germe embryonnaire ait subi aucune autre différenciation, apparaît sur la face inférieure un sillon médian qui divise cette face en deux moitiés symétriques correspondant aux bourrelets germinatifs (Keimwülsten). L'embryon s'allonge ensuite légèrement et prend la forme d'un haricot ou d'un rein, dont le bord convexe correspond à la face ventrale et porte le sillon longitudinal. La région céphalique ne tarde pas alors à devenir distincte et se partage en deux lobes céphaliques, séparés par un sillon qui prolonge le sillon longitudinal médian. A mesure que l'embryon grandit, la partie antérieure de l'embryon s'élargit, tandis que la partie postérieure se rétrécit. Les cellules de la partie dorsale s'aplatissent et s'étendent dans le sens de la largeur, tandis que celles de la paroi ventrale restent cylindriques et deviennent de plus en plus hautes : il en résulte,

sur la face ventrale, la formation d'une bande germinative. On voit alors apparaître sur la tête des replis transversaux qui forment les mandibules. A ce moment, la cavité centrale se remplit de cellules rondes qui dérivent de la plaque ventrale et qui forment le mésentéron. Des invaginations à chaque extrémité de l'embryon forment le stomodæum et le proctodæum, ce dernier restant sans communication avec le mésentéron pendant toute la vie larvaire.

A part ce qui concerne l'origine du mésentéron, toute cette description concorde avec ce que nous avons eu l'occasion d'observer chez les Platygasters, et pourtant combien s'écarte-t-elle de ce qui devrait se passer chez ces derniers Insectes d'après les assertions de Ganin et de Kulagin ! En lisant la note de Metchnikoff, on ne peut que regretter que son travail si court et si riche néanmoins en faits exactement observés n'ait pas servi davantage à éclairer ceux qui devaient entreprendre après lui l'étude des Platygasters et dont je viens d'analyser les travaux.

En 1884, Ayers étudia avec soin un Proctotrypide appartenant à la même sous-famille (*Scelioninæ*) que celui étudié par Metchnikoff : il s'agit d'un Teleas (tout au moins d'une espèce du même groupe) se développant dans les œufs d'un Orthoptère, l'*Œcanthus niveus*. Les recherches de Ayers confirment celles de Metchnikoff ; mais l'auteur, ayant employé les procédés techniques modernes, peut donner de nouveaux détails. Il est à noter que le Teleas étudié par Ayers ne présenterait pas d'amnios ; toutefois, comme il n'a pas observé les premiers stades, et comme, d'autre part, il a constaté que l'embryon est entouré d'une couche albumineuse, il est fort possible qu'une enveloppe amniotique entrant en régression précoce ait échappé à l'observation de l'auteur.

Au premier stade observé par Ayers, l'œuf affecte la forme blastosphère et l'embryon se différencie à ses dépens, d'une façon tout à fait comparable à celle indiquée par Metchnikoff et caractérisée notamment par la formation d'un sillon primitif médian, séparant deux bourrelets primitifs Le mésoderme et l'endoderme déri-

vent de l'ectoderme par un processus de bourgeonnement cellulaire se produisant du côté interne de la blastosphère, mais avec une activité plus grande sur la région médio-ventrale ; ils ont une origine identique et ne se distingueront l'un de l'autre qu'à une époque plus tardive. Les cellules formant l'endoderme sont amiboïdes au moment où elles sont bourgeonnées et se groupent au centre de l'embryon pour former l'intestin moyen. Le premier développement embryonnaire aboutit à la formation d'une larve primaire très peu différenciée à l'intérieur et qui n'a pas son correspondant chez les Platygasters (Texte, fig. 1). Vient ensuite une deuxième forme larvaire qui, bien que très différente au premier abord de la forme cyclopoïde des Platygasters, semble bien lui correspondre et peut lui être comparée (Texte, fig. 2).

Fig. 1. — Larve primaire de Teleas, d'après Ayers.

Au commencement de ce stade, la bande ventrale est formée d'une couche de grandes cellules hypodermiques et de cellules mésodermiques ; les unes et les autres proliférant arrivent à former une épaisse plaque ventrale, dans laquelle, au début, on ne distingue pas les éléments nés de l'hypoderme [1] de ceux qui sont nés du mésoderme ; mais, peu à peu, la bande hypodermique s'isole d'une façon de plus en

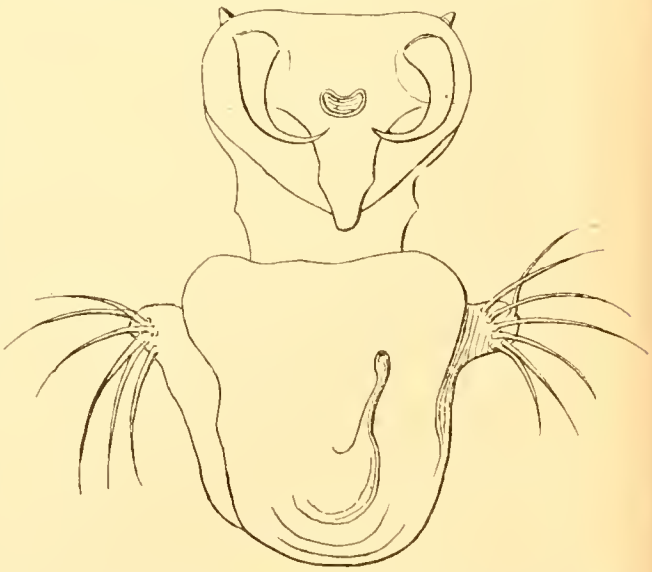


Fig. 2. — Larve secondaire de Teleas, d'après Ayers.

[1] Le terme d'ectoderme semblerait plus juste dans ce cas que celui d'hypoderme employé par l'auteur; car le véritable hypoderme n'est pas encore séparé du système nerveux.

plus distincte du mésoderme environnant. Cette bande présente un renflement à chaque extrémité ; le renflement céphalique est la masse cérébrale primitive, tandis que le renflement opposé, formé du dernier ganglion abdominal et des cellules sexuelles, se trouve en outre en rapport étroit avec le proctodæum.

On distingue enfin un épaississement de moindre importance situé en arrière du renflement céphalique et qui correspond au ganglion sous-œsophagien.

Le cerveau se continue avec le cordon hypodermique ventral qui, à son origine, se partage en deux pour former le collier œsophagien.

L'extrémité postérieure de la corde hypodermique, renflée en une volumineuse masse pyriforme se recourbe dorsalement en entourant l'extrémité du mésentéron, et c'est au niveau de cette extrémité recourbée que bourgeonne l'ébauche des organes sexuels, sous forme de quelques cellules en nombre variable (2 à 6) englobées dans un protoplasme homogène. La corde nerveuse, d'abord fusionnée avec l'hypoderme sous-jacent, s'isole peu à peu de ce dernier. D'après Ayers, les glandes salivaires apparaissent comme des cordons mésodermiques pleins dérivés des bords latéraux de la plaque ventrale de chaque côté de la corde nerveuse, la lumière apparaissant ensuite graduellement. J'ai pu juger par moi-même combien il était difficile de se rendre compte de l'origine réelle de ces organes chez certains types de Platygasters. Il semble pourtant probable que les glandes salivaires doivent avoir chez les Teleas comme ailleurs une origine ectodermique et que c'est la rapidité avec laquelle se passent les phénomènes qui donne l'illusion de glandes salivaires naissant sur place aux dépens du mésoderme.

Matériaux d'étude, Technique des Élevages, Identification des Espèces

Il est facile de se procurer des matériaux concernant le développement des Platygasters, et c'est pour cette raison que l'étude détaillée de leur évolution est plus accessible que celle de toute autre

sous-famille de Proctotrypides. On n'a que l'embarras du choix dans les galles nombreuses qui sont produites par les Cécidomyies sur les plantes sauvages ou cultivées : ces galles attirent facilement l'attention et, en quelques instants, on peut souvent en faire une ample provision ; quant à la recherche des larves de Platygasters qui peuvent se trouver à leur intérieur, suivant les cas, on sera plus ou moins bien servi. Pour une même espèce, telle année ou dans telle localité, on ne trouvera qu'un très petit nombre de larves parasitées, alors qu'une autre année ou dans un autre pays, presque tous les individus seront contaminés.

Les larves de Cécidomyies sont, en général, suffisamment transparentes pour que, en les portant sous le microscope et en les examinant après une légère compression, on puisse constater la présence ou l'absence d'une larve parasite à leur intérieur ; il sera même possible de reconnaître ainsi les principaux caractères de la larve parasite et cette circonstance apparaîtra comme d'autant plus précieuse, si l'on réfléchit que plusieurs espèces de Platygasters parasitent souvent la même espèce de Cécidomyie : c'est, en effet, grâce à cette transparence de l'hôte qu'il sera permis d'isoler les larves parasitées par une espèce donnée et de poursuivre l'étude du développement de cette dernière, à l'abri de toutes les causes d'erreur qui pourraient résulter du mélange des autres espèces.

Une partie du développement du parasite se poursuit à l'intérieur de la larve *en train d'effectuer sa croissance sur la plante vivante* : Pour cette première période évolutive, il n'est d'autre moyen d'avoir des matériaux d'étude que de récolter les plantes attaquées à des époques variables de façon à suivre les différents stades ; pour l'étude des tout jeunes stades, il sera bon parfois d'avoir des plantes en pots, sur lesquelles on fera pondre d'abord les Cécidomyies et ensuite les parasites dont on voudra étudier le développement en les emprisonnant dans des sacs de mousseline.

La seconde partie du développement du parasite s'effectue à l'intérieur de la larve de Cécidomyie, *parvenue au terme de sa crois-*

sance : cette larve ne vit plus alors aux dépens de la plante et elle quitte le plus souvent la galle dans laquelle elle était abritée pour s'enfoncer en terre ou s'abriter sous les feuilles mortes : Pour étudier les stades du parasite qui s'échelonnent pendant cette période (comprenant souvent l'hiver) et pour obtenir l'éclosion du parasite adulte qui vient couronner toute la série, il suffit de faire une ample récolte des parties de la plante attaquée par la Cécidomyie, au moment où les galles sont arrivées à maturité, puis de les mettre en réserve dans un large cristallisoir qui aura été à moitié rempli de sable humide ; ce cristallisoir sera recouvert d'une fine mousseline qui retiendra les Insectes au moment de l'éclosion. Pour les espèces, destinées à hiverner, les cristallisoirs seront abandonnés dans une pièce bien aérée et éclairée, mais non chauffée, en ayant soin de les préserver contre les gelées trop fortes et de maintenir le sable légèrement humide ; si l'on a pris soin de mettre une couche de sable très épaisse, et si les plantes attaquées forment elles-mêmes un lit d'une profondeur suffisante, il sera souvent inutile de renouveler l'eau pendant le cours de l'hiver ; au contraire, lorsque le soleil du printemps ramènera la chaleur, il sera nécessaire de surveiller les cristallisoirs et d'empêcher la dessication.

En suivant les indications précédentes, l'élevage des parasites se fait dans des conditions à peu près naturelles, on tient à tout moment à sa disposition des matériaux d'étude pour examiner les différents stades de l'évolution des parasites, enfin on évite, dans une large mesure, l'invasion des ennemis de toute nature, Acariens ou autres, qui détruisent trop souvent les matériaux d'étude, lorsqu'on les abandonne en plein air dans un jardin.

Je ne saurais trop conseiller à ceux qui continueront ces recherches d'étudier simultanément tous les parasites vivant dans une localité donnée aux dépens d'un même hôte et d'obtenir, par voie d'élevage, l'éclosion de toutes ces espèces. Pour prendre un exemple, si l'on a mis en réserve et conservé des plantes attaquées par une Cécidomyie donnée, on en verra sortir à partir d'une certaine date, soit simulta-

nément, soit successivement, plusieurs espèces de parasites (Chalcidides et Platygasters), et il est à noter que, suivant l'époque à laquelle la récolte des plantes aura été faite, telle espèce pourra se trouver absente ou présente. C'est ainsi que des feuilles d'une plante chargées de galles mûres récoltées en juillet pourront donner au printemps suivant des espèces parasites différentes de celles que fourniront des feuilles de la même plante, chargées des mêmes galles, mais d'une génération plus tardive et récoltées en automne. Les élevages portant sur une seule espèce de Cécidomyie pourront donc mettre l'expérimentateur en possession d'un nombre d'espèces parasites plus ou moins grand et écloses soit simultanément, soit à des époques diverses. A chacun de ces Insectes correspond toute une série de stades évolutifs : au premier abord, on ne pourra dire à quel Insecte correspondent tel ou tel stade, telle ou telle forme larvaire, et pour arriver à reconstituer le cycle évolutif de chacune des espèces, il sera nécessaire de manier une grande abondance de matériaux, d'examiner les larves parasites aux différentes époques de l'année, d'isoler, en vue de l'éclosion, des larves de Cécidomyie envahies par une forme larvaire déterminée, d'examiner les œufs des parasites adultes, et parfois aussi de faire pondre ces derniers en les isolant et en les tenant en captivité dans les conditions nécessaires à leur multiplication.

Le voudrait-on, il n'est d'ailleurs pas possible de faire l'étude d'une espèce parasite en laissant complètement de côté les autres espèces cohabitant dans le même hôte ; car, dans le dédale des formes qu'on peut avoir sous les yeux, on ne sait pas d'avance ce qui appartient à l'une ou ce qui revient à l'autre : pour étudier l'une d'entre elles, il faut les étudier toutes et cela à toutes les époques de l'année où on peut les observer.

On voit donc, par ce qui précède, à quelles erreurs risquerait de s'exposer celui qui, ayant fait des observations portant sur un matériel insuffisant, conclurait que telle forme larvaire correspond à telle forme adulte, parce qu'il aurait simplement reconnu que l'une et

l'autre sont hébergées par une même espèce de Cécidomyie. Pour obtenir des résultats de quelque valeur dans ces conditions, le temps est évidemment un facteur indispensable et l'on ne doit guère compter que, en une année, on pourra toujours arriver à boucler le cycle d'une espèce donnée. Aussi bien, n'est-ce pas aux travailleurs impatients et pressés que la biologie et le développement des Hyménoptères parasites devront être proposés comme sujets d'étude et d'expérimentation.

Enfin, si l'on désire que les observations recueillies puissent être utilisées comme des documents précis pour l'histoire biologique des Insectes, il est indispensable que les parasites étudiés soient déterminés avec toute la rigueur nécessaire, et pour cela il faut connaître toutes les difficultés qui résident dans la distinction des nombreux types spécifiques formant la légion des Platygasters, tous si minuscules et si semblables les uns aux autres qu'il faut l'œil exercé d'un spécialiste pour ne pas les confondre. Il suffit de connaître la difficulté pour prendre toutes les précautions possibles avant de se risquer à identifier une forme avec une autre antérieurement décrite. Il y a quelque temps encore, je reconnais que l'identification des espèces était à peu près impossible et que la famille des Proctotrypides formait un cahos dans lequel il était bien difficile de se débrouiller. J'ai eu la bonne fortune de faire mes observations au moment où M. Kieffer était en train de poursuivre l'étude systématique de ces Insectes; il a bien voulu examiner tous les échantillons qui ont servi à mes études. M. Ashmead, le savant entomologiste de Washington, a eu également l'obligeance de nommer quelques-unes des espèces mentionnées dans ce travail. C'est donc à ces deux auteurs qui sont actuellement les plus compétents dans la matière que je dois l'identification des espèces dont il sera question et il m'est particulièrement agréable d'exprimer ici toute ma reconnaissance pour leur savant concours.

Presque toutes mes observations ont été faites dans la localité que j'habite, à Fontenay-aux-Roses (Seine), depuis l'année 1897 jusqu'à

l'année 1905. J'ai mis en outre à profit pendant deux étés l'hospitalité qui m'a été offerte par M. le professeur Yves Delage dans son laboratoire de Roscoff et par M. le professeur Hallez dans son laboratoire du Portel, l'installation de ces établissements pouvant aussi bien se prêter à l'étude des animaux terrestres que des animaux marins. Je suis heureux de leur adresser l'expression de toute ma gratitude.

ESPÈCES DE PLATYGASTERS PRISES COMME SUJET D'ÉTUDE DANS LE PRÉSENT TRAVAIL.

Les espèces sur lesquelles ont porté mes observations, toutes parasites de larves de Cécidomyies, sont les suivantes :

1, *Synopeas rhanis* Walker, parasite de *Perrisia ulmariæ* Br.

2, *Trichacis remulus* Walker, parasite de *Mayetiola destructor* Say.

3, *Inostemma piricola* Kieffer, parasite de *Diplosis pirivora* Riley.

4, *Platygaster ornatus* Kieffer, parasite de *Perrisia ulmariæ* Br.

5, *Platygaster lineatus* Kieffer, parasite de *Diplosis pirivora* Riley.

6, *Platygaster Marchali* Kieffer, parasite de *Perrisia ulmariæ* Br.

Les quatre dernières espèces ont été décrites récemment par M. Kieffer (1906) d'après mes propres matériaux d'études. Les deux premières (*Synopeas rhanis* et *Trichacis remulus*) ont été identifiées par M. Ashmead et par M. Kieffer.

Je prendrai comme type le *Synopeas rhanis* que j'étudierai aussi complètement que possible, au point de vue de son parasitisme et de son histoire évolutive ; j'étudierai ensuite les autres espèces en insistant sur les particularités par lesquelles leur parasitisme et leur développement s'écartent du type précédent.

Développement du *Synopeas rhanis* (Walker) Marsh.

Ce Platygaster est un des parasites les plus communs de la larve de la Cécidomyie de l'Ulmaire (*Perrisia ulmariæ* Br.) et cette Cécidomyie habite elle-même à l'état larvaire dans des petites

galles qui sont quelquefois très nombreuses sur les feuilles de l'Ulmaire ou Reine-des-Prés (*Spiræa ulmaria* L.).

Elles se présentent sous la forme de verrues souvent teintées en rose, irrégulièrement mamelonnées, faisant saillie à la face supérieure de la feuille : à la face inférieure, la galle se continue par un prolongement conique de teinte verte ou blanchâtre en forme de pointe de clou ; ce prolongement est d'abord peu marqué et enfoncé en quelque sorte dans une dépression correspondant à la saillie supérieure ; mais, peu à peu, à mesure que les galles avancent dans leur développement, le prolongement conique augmente de taille, de façon à former une loge à l'intérieur de laquelle est abritée la larve de l'Insecte. La galle peut alors assez bien être comparée à un clou dont la tête émergerait à la face supérieure de la feuille et dont la pointe ferait saillie sur la face opposée.

Plusieurs générations de ces galles se succèdent depuis le commencement de mai jusqu'à la fin de la saison, et l'on en rencontre d'âges très différents pendant toute la durée de l'été.

Pour obtenir l'éclosion des Synopeas qui vivent en parasites aux dépens de la Cécidomyie de l'Ulmaire, on fera à la fin de septembre une récolte de feuilles de Reines-des-prés chargées des galles qui viennent d'être décrites, et on les conservera pendant tout l'hiver sur du sable maintenu constamment humide dans un endroit abrité mais non chauffé. Les Cécidomyies commenceront à éclore vers le 10 avril et les Synopeas, parasites de ces dernières, se montreront un peu plus tard, à partir du 20 avril. L'éclosion atteindra son maximum au mois de mai et se prolongera jusqu'en juin.

Il peut y avoir en outre une deuxième génération à partir de la fin de juillet, se prolongeant en août et septembre ; car, ayant recueilli au printemps de l'année 1899 des feuilles de Reines-des-prés chargées de galles et les ayant mises sur du sable humide, j'ai obtenu vers le 25 juillet quelques éclosions de *Synopeas rhanis* ; d'autre part, les stades très jeunes que l'on peut rencontrer au début de septembre portent aussi à conclure à l'existence d'une seconde génération.

Je crois pourtant que cette génération est seulement partielle, et que, pour le plus grand nombre des individus, le cycle est annuel.

Les premières études que j'ai faites sur cet Insecte ainsi que sur les autres parasites de *C. Ulmariæ* (*Platygaster ornatus*, etc.) ont porté sur des animaux récoltés à Saint-Leu-Taverny (Seine-et-Oise). J'ai ensuite trouvé dans les bois de Clamart (carrefour de la Garenne), à peu de distance de chez moi, un gisement qui m'a fourni tous les ans d'abondants sujets d'étude. Enfin j'ai retrouvé la Cécidomyie de l'Ulmaire avec les mêmes parasites que ceux des environs de Paris en 1902 à Kerlodi, près de Roscoff (Finistère).

Vie du *Synopeas* adulte et Ponte. — Pendant les deux premières années d'observations, consacrées à ces recherches, mes études ne portèrent que sur les stades que je pouvais rencontrer dans mes récoltes, et les plus jeunes stades que j'avais réussi à découvrir correspondaient à une jeune blastula. Pour obtenir les premiers stades il me fallait assister à la ponte même de l'Insecte; comme la réussite de cette observation dans la campagne eût été fort aléatoire et que je n'aurais pu d'ailleurs la répéter à loisir, je pris les dispositions nécessaires pour faire l'observation sur des animaux obtenus par voie d'élevage et conservés en captivité.

Le 27 septembre 1897, je fis donc une grande récolte de feuilles de Reine-des-prés couvertes de galles de Cécidomyies qui furent conservées suivant le procédé déjà indiqué ci-dessus.

Les larves de Cécidomyies passèrent ainsi tout l'hiver, entourées de leurs cocons soyeux et abritées sous les feuilles flétries.

Le 11 avril 1898, les Cécidomyies commencèrent à éclore dans le cristallisoir. Aussitôt, me munissant d'une houlette, je me rendis dans le bois de Clamart au gisement de Reines-des-prés qui servait à mon approvisionnement habituel : elles commençaient seulement à sortir du sol; quelques-unes furent arrachées avec la motte de terre attenante aux racines, puis emportées chez moi où elles furent mises dans des pots-à-fleurs. Le surlendemain, 13 avril, l'une d'entre elles, qui se présentait dans des conditions satisfaisantes, fut enveloppée

dans un sac de gaze et, à l'intérieur de ce dernier furent introduites les Cécidomyies nouvellement écloses ainsi que de nombreuses feuilles mortes provenant du cristallisoir et chargées de cocons prêts à livrer leur éclosion.

Les Cécidomyies commencèrent à pondre à la fin d'avril; c'est à l'envers des feuilles et sans les piquer (ce dont elles seraient d'ailleurs, par leur organisation même, tout à fait incapables) qu'elles déposent leurs œufs. Il en nait des larves jaunes, luisantes, à peu près imperceptibles à l'œil nu et qui restent fixées à la face inférieure de la feuille; quelque temps après, à l'endroit où la larve est fixée, la feuille se déprime (pl. XVII, fig. 1) et il se produit en même temps une très légère boursouflure sur sa face supérieure. Les larves et les galles sont si peu apparentes à ce moment, qu'il faut une très grande surveillance pour se rendre compte de leur apparition; on sera toutefois averti de leur présence, même à une certaine distance, en regardant les feuilles par transparence; la place où se développe la galle et où se trouve par conséquent la larve est indiquée par une petite tache plus diaphane.

Ainsi donc, et ceci est important à noter au point de vue de la biologie du *Synopeas*, la larve de la Cécidomyie est entièrement à découvert au commencement de son évolution; c'est seulement quelque temps après son éclosion qu'elle se trouve logée dans une dépression cratériforme qui devient de plus en plus profonde; puis sur les bords de cette dépression un bourrelet s'élève et resserre de plus en plus l'orifice de façon à le fermer complètement, si bien que la larve se trouve dès lors emprisonnée dans une cavité close. Or, c'est avant que cet emprisonnement ait eu lieu, et alors que la larve toute jeune de Cécidomyie est à nu que la ponte du *Synopeas* s'effectue.

Les premiers parasites commencèrent à se montrer à la fin d'Avril; tous ou la plupart d'entre eux étaient alors des *Synopeas rhanis* (fig. 1). Dans les premiers jours de mai, ils étaient déjà nombreux sous la gaze qui enveloppait la Reine-des-prés et ils se tenaient principalement à l'envers des feuilles; sur quelques-unes d'entre elles ils étaient

réunis par groupes et semblaient, au point où ils étaient rassemblés, lécher avidement quelque chose. Pour me rendre compte de l'occupation à laquelle ils se livraient, j'enlevai une feuille qui portait l'une de ces réunions de *Synopeas* et je trouvai à l'endroit même où ils étaient groupés une toute petite larve de Cécidomyie, de taille égale à celle de l'œuf dont elle avait dû sortir, encore entièrement libre à la face inférieure de la feuille, sans qu'il y eût de galle apparente. Il est très probable que les *Synopeas* ainsi réunis étaient occupés à lécher les produits de sécrétion ou de transsudation de la feuille, développés sous l'influence de la larve de la Cécidomyie et qu'ils devaient ainsi leur nourriture à l'espèce même aux dépens de laquelle ils vivaient à l'état larvaire.

Le 22 mai et les jours suivants j'assistai à la ponte des *Synopeas*, et ce furent eux-mêmes qui m'indiquèrent d'abord la place où de jeunes galles commencaient à s'ébaucher (pl. XVII, fig. 1). Voici comment l'Insecte procède : il parcourt la feuille en furetant de côtés et d'autres, puis rencontrant une larve, il s'arrête, palpe avec ses antennes, infléchit alors la tête et le thorax en avant, recourbe son abdomen de façon à en appliquer la pointe en un point qui correspond à la larve et introduit son œuf dans le corps de cette dernière; l'opération dure environ 1/2 minute. Si l'on a remarqué avec soin l'endroit où le *Synopeas* s'est ainsi arrêté pour pondre, on y trouve en examinant la feuille à la loupe une larve de Cécidomyie soit entièrement libre à la surface de la feuille, soit déjà plongée d'une façon plus ou moins accentuée dans une galle toute jeune et encore à peine ébauchée (fig. 1).

On peut alors enlever avec la pointe fine d'un pinceau la larve d Cécidomyie et la mettre dans une goutte d'eau légèrement osmiquée, sur une lame porte-objet ; on la recouvre d'une lamelle couvre-objet et en exerçant avec la pointe d'une aiguille une très légère compression, on la fait éclater et on fait en même temps sortir de son corps ses propres viscères et l'œuf du Synopeas.

Cet œuf est identique pour sa forme et pour sa taille à celui que l'on

trouve à l'intérieur du corps même du Synopeas au moment de la ponte, et il convient maintenant d'entrer dans quelques détails à ce sujet.

ŒUF AVANT LA PONTE
(fig. 2 et 3).

L'œuf du *Synopeas rhanis* est remarquable par le long prolongement cylindrique en forme de pédicule (*p*) qui se trouve à son extrémité antérieure [1] et qui est plus de trois fois aussi long que le corps de l'œuf ; ce dernier est ovoïde, le petit pôle étant antérieur et se continuant avec le pédicule.

Lorsqu'ils sont encore jeunes et contenus dans les ovaires, les œufs sont entourés d'un follicule comparable à celui que Bugnion a décrit pour l'*Encyrtus* (fig. 2) ; c'est une enveloppe protoplasmique contenant à son intérieur des noyaux irrégulièrement espacés ; au niveau du pôle postérieur de l'œuf on rencontre un groupe de quatre noyaux rapprochés les uns des autres et toujours distribués à peu près de même ; en ce point le follicule présente aussi une épaisseur un peu plus grande. Outre les noyaux dont je viens de parler, le protoplasma du follicule contient des petites gouttelettes graisseuses qui forment souvent un amas assez volumineux en avant de l'extrémité du pédicule de l'œuf. Ce dernier, après l'action de l'acide osmique, se colore en jaune par le picrocarmin, tandis que le follicule se colore en rose. A l'intérieur de l'œuf ovarien, on voit assez facilement se colorer en rose très pâle, au milieu d'un protoplasma granuleux, la vésicule germinative.

Peu à peu, à mesure que l'œuf descend, le follicule qui l'entoure s'amincit de plus en plus, les noyaux s'atrophient et dégénèrent, puis les œufs deviennent entièrement libres (fig. 3) ; mais il reste en arrière de l'œuf un corps homogène, cylindro-conique entièrement amorphe, sans membrane d'enveloppe et diaphane comme un fragment de gélatine (*ap*). Ce curieux appendice provient de la dégénérescence de la partie postérieure et épaissie du follicule ; peut-être bien a-t-il

[1] C'est-à-dire tournée du côté céphalique de l'ovaire.

quelque rapport avec la fixation des spermatozoïdes. En dessous de ce prolongement gélatineux, le pôle postérieur de l'œuf se relève en un petit mamelon acuminé, peu saillant. Je n'ai distingué de micropyle ni à l'une ni à l'autre des extrémités de l'œuf.

Le contenu de l'œuf est granuleux, avec des petits groupes de gouttelettes réfringentes ; la vésicule germinative n'est plus apparente. C'est dans ces conditions et avec ces particularités que se présente l'œuf du Synopeas, lorsqu'il se trouve vers la partie postérieure des ovaires ou dans l'oviducte, c'est-à-dire lorsqu'il est prêt à être pondu par l'Insecte.

SEGMENTATION DE L'ŒUF. — FORMATION DU BLASTODERME.

Lorsque l'œuf a été pondu dans la larve de la Cécidomyie, le premier noyau de segmentation se divise en deux et au premier stade que j'ai observé, le 27 mai 1898 (fig. 4), il y a deux noyaux très voisins l'un de l'autre, entourés d'une zone claire, tandis que le reste du protoplasma est granuleux et présente quelques grosses granulations réfringentes qui se colorent par l'acide osmique. Les deux noyaux formés grossissent et s'écartent l'un de l'autre, puis ils se multiplient (fig. 5 et 6) et lorsqu'ils sont seulement au nombre de quatre (fig. 6), on peut déjà distinguer l'un d'eux comme ayant un territoire cellulaire clair, qui est lui-même isolé dans une sorte d'alvéole creusé dans la masse granuleuse de l'œuf, tandis que les trois autres noyaux restent directement immergés dans la masse granuleuse commune.

C'est aux dépens du premier noyau et du protoplasme qui l'entoure que se formera l'embryon, tandis que les trois autres noyaux serviront à former l'amnios.

Pour cela, le noyau embryonnaire se divise à l'intérieur de l'alvéole où il se trouve placé, de façon à former un groupe de quelques gros noyaux étroitement rapprochés les uns des autres (fig. 7) ; il en résulte une petite masse muriforme (fig. 7, *ne*) qui constitue la première ébauche de l'embryon ; la sphère protoplasmique

dans laquelle se trouvent les noyaux augmente graduellement et sa partie centrale se creuse d'une cavité où s'accumule une substance réfringente qui, après l'action de l'acide osmique, se présente sous l'aspect d'un petit amas de granulations foncées ; en même temps les noyaux se portent à la périphérie et se rangent régulièrement tout autour de la sphère, puis des cellules se délimitent autour de chacun d'eux, et l'on se trouve alors en présence d'une petite blastula qui, sur la coupe optique, présente 8 à 10 cellules s'irradiant régulièrement autour de la cavité centrale (fig. 8, *bl.*) ; chacune des cellules présente un bord libre cintré vers l'extérieur, et se trouve ainsi séparée de sa voisine par une sorte d'encoche, ce qui donne un peu à l'ensemble l'aspect d'une marguerite dont les pétales seraient représentés par les cellules ; celles-ci ne sont séparées les unes des autres que vers la périphérie, et elles sont encore fusionnées en une masse protoplasmique commune du côté central. La petite blastula ainsi constituée est logée dans une large cavité sphérique qui occupe toute la partie centrale de l'œuf et qui dérive du petit alvéole dans lequel se trouvait placée la première cellule embryonnaire. Tout le restant de l'œuf formant une épaisse écorce protoplasmique (*a*) autour de cette blastula et de la cavité dans laquelle elle est logée constituera l'amnios. Les noyaux amniotiques (*na*) se sont en effet multipliés et se sont progressivement distribués dans le protoplasma, de façon à cerner l'embryon ; à ce stade toutefois, ils sont encore assez irrégulièrement distribués ; ils sont en moyenne au nombre de 8 et ils ont déjà une apparence bien différente de celle des noyaux embryonnaires ; leur taille est d'abord beaucoup plus considérable, leur forme assez irrégulière et non arrondie comme celle des noyaux embryonnaires ; enfin ils se colorent par le carmin d'une façon plus intense et présentent des nucléoles plus nombreux.

Il résulte donc de ce qui précède que la séparation des éléments amniotiques se fait à un stade très précoce de la segmentation. Nous venons en effet de le voir s'effectuer au stade représenté par quatre noyaux, et, si l'on considère les figures 4, 5 et 6, on se trouve conduit

à admettre qu'une prédestination encore plus précoce peut exister et qu'il est fort possible que l'un des deux noyaux formés par la première division fournisse tous les noyaux embryonnaires, tandis que l'autre fournirait les noyaux de l'amnios. Le stade auquel l'amnios se sépare *d'une façon extérieurement visible*, tout en étant toujours précoce, n'est pas d'ailleurs absolument fixe pour tous les individus. C'est ainsi qu'il arrive fréquemment pour les jeunes stades que l'on rencontre des préparations où les noyaux encore peu nombreux sont épars dans l'œuf et où l'on ne peut distinguer ce qui revient à l'embryon et ce qui revient à l'amnios, le tout formant une masse muriforme. Dans ce cas, il est bien difficile de dire si les éléments présents sont déjà prédestinés à former les uns l'embryon et les autres l'amnios. En tout cas, ils sont groupés ensemble de façon à ce qu'ils ne puissent être distingués et l'amnios semble alors se séparer par délamination.

Lorsque l'amnios s'est séparé de l'embryon, le volume de l'œuf s'accroît assez rapidement ; le chorion (fig. 7, 8, 9, *ch*) s'épaissit et prend une structure finement et régulièrement radiée. Le pédicule (*p*), très transparent, conserve son diamètre primitif ; à cause de sa transparence, il peut échapper à l'attention et il disparaîtra aux stades suivants. Les noyaux de l'amnios (*na*) arrivent rapidement au nombre d'une douzaine. L'amnios (*a*) est alors épaissi aux deux pôles de l'œuf, et c'est dans ces parties épaissies que se trouvent groupés les noyaux (fig. 9) : ils sont toujours à ce stade en nombre à peu près double au pôle qui porte le pédicule, approximativement 6 à 8 tandis qu'il n'y en a que 3 ou 4 au pôle opposé. Ces noyaux ont déjà une taille très considérable qui est égale au double ou au triple des cellules de l'embryon ; à leur intérieur se trouvent de gros nucléoles qui peuvent être au nombre de 2 à 6, qui ont eux-mêmes la forme et la grosseur des noyaux des cellules embryonnaires ; aussi, au premier abord, pourraient-ils être pris pour des noyaux et les noyaux, qui les renferment pour des cellules. Il est à noter qu'à ce stade précoce où l'embryon est encore à l'état de blastula, le nombre définitif des

noyaux de l'amnios est atteint, ou peu s'en faut ; car, dans les stades les plus avancés, il ne dépasse pas 13 à 15.

De son côté et parallèlement, l'embryon poursuit son évolution. Les cellules de la blastula se multiplient rapidement (28 en coupe optique sur la figure 9) ; ces cellules sont nettement séparées les unes des autres à la périphérie, et elles bombent à l'extérieur de façon à être séparées par des incisures qui entament le blastoderme. Elles se prolongent radialement vers le centre en hautes pyramides dont les lignes de séparation sont faiblement indiquées. La partie periphérique de la cellule est fortement réfringente et elle renferme un noyau occupant la plus grande partie de sa largeur. La pyramide radiale, qui fait suite vers le centre à cette partie périphérique, est au contraire claire, faiblement teintée par les colorants et elle est séparée de la première par un petit groupe de granulations sombres et réfringentes qui se trouvent à la même hauteur dans toutes les cellules de la blastula et qui forment ainsi une zône concentrique granuleuse. La cavité de la blastula circonscrite par ce blastoderme n'est pas entièrement libre ; mais il y a au centre une masse (*r*) à laquelle nous donnerons le nom de masse vitelloïde, qui paraît homogène et réfringente sur les individus vivants, mais qui se résout en granulations sombres sous l'influence de l'acide osmique ; cette masse, qui est dépourvue d'éléments cellulaires, se continue dans les très jeunes stades, au moment où la blastula vient de se constituer, avec la partie interne des cellules du blastoderme ; elle constitue alors une sorte de résidu de segmentation comblant la cavité de la blastula ; mais bientôt cet amas résiduel s'isole du blastoderme par la formation, au niveau de leur surface de contact, de larges espaces vacuolaires séparés les uns des autres par des trabécules granuleuses qui émanent de la masse vitelloïde et relient cette dernière au blastoderme (fig. 9).

Aux stades qui suivent, nous observons les changements suivants. L'œuf qui augmente beaucoup de volume devient entièrement sphérique, puis les dernières traces du pédicule disparaissent.

Pour l'amnios, les noyaux se disposent tout autour de l'embryon en une couche continue, et ils acquièrent en même temps une très grande taille (fig. 10 et 19 et texte fig. 3); mais ils augmentent en étendue et s'aplatissent sans se multiplier; enfin, ils arrivent à constituer de larges plaques qui se colorent rapidement en rose par le picrocarmin et au milieu desquelles se trouvent des granulations de chromatine irrégulièrement distribuées.

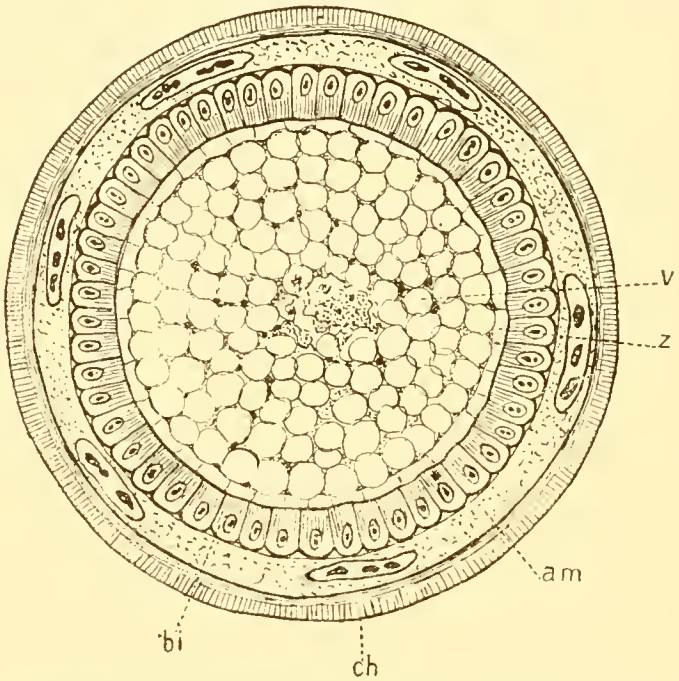


Fig. 3. — Œuf du *Synopeas rhanis* au stade *grande blastula*. *am*, amnios; *bl*. blastoderme; *Ch*, chorion; *V*, masse vitelloïde; *Z*, zône claire séparant la masse vitelloïde du blastoderme.

Pour ce qui concerne l'embryon, les cellules de la blastula se multiplient dans le sens tangentiel et arrivent assez rapidement au nombre de trente à quarante ou davantage sur la coupe optique (fig. 10 et texte fig. 3); elles diminuent en même temps en hauteur, cette diminution se faisant aux dépens des pyramides claires. Il en résulte une augmentation de la cavité de segmentation dans laquelle se trouve la masse vitelloïde (V, fig. 10 et texte fig. 3). Celle-ci s'accroît proportionnellement en volume, de sorte qu'elle ne reste séparée du blastoderme que par une zône claire, assez étroite traversée seulement par quelques trabécules granuleuses. Cette augmentation de volume de la

masse vitelloïde se fait par adjonction progressive à sa périphérie d'une zône qui devient de plus en plus large et qui est constituée par un réticulum assez lâche et chargé de granulations très réfringentes. Entre les larges mailles de ce réseau se trouve un système lacunaire, qui, surtout vers la périphérie, se régularise de façon à constituer des vésicules claires parfaitement sphériques, mais de tailles assez inégales. Ces vésicules sont très apparentes sur les embryons vivants examinés par transparence au travers des tissus de l'hôte ; elles sont alors limitées par une fine membrane, et vues de cette façon, elles présentent une netteté si grande que l'on comprend très bien qu'elles aient pu être prises pour des éléments cellulaires et comme destinées à former le mésoderme et l'endoderme (cellules centrales de Ganin). Un examen attentif fait, soit sur les individus vivants, soit après l'action de réactifs ou enfin sur les coupes, montre que cette interprétation est erronée. Sur les embryons vivants, on peut en effet constater que, au point de vue optique, ces vésicules se comportent de la même façon qu'une lacune placée entre les tissus : grises lorsqu'on élève l'objectif, elles s'éclaircissent et blanchissent lorsqu'on l'abaisse. L'action des réactifs démontre également leur nature vésiculaire et on peut s'y prendre dans ce but de la façon suivante : L'œuf étant mis dans un liquide indifférent, tel que du sang de chenille, on introduit sous la lamelle couvre-objet du picro-carmin osmiqué, et au moment où ce dernier entre en contact avec l'œuf, on énuclée la blastula de l'amnios par une légère pression exercée sur la lamelle. Par une opération semblable, mais beaucoup plus délicate, on arrive à énucléer de la blastula elle-même la masse vitelloïde. Lorsque l'opération a bien réussi (et pour y arriver, il faut s'adresser à des blastulas qui ont atteint le maximum de leur taille), on obtient alors, au moyen de ces deux énucléations successives, la masse vitelloïde, isolée sous la forme d'une masse sphérique semblable à celle dont une moitié a été représentée sur la figure 20 (pl. II). Au moment même où cette masse a été énucléée, les vésicules dont nous avons parlé sont encore très nettes; puis sous l'influence

du réactif, elles s'affaissent assez rapidement ; on voit toute la masse vitelloïde diminuer progressivement de volume ; le réseau qui sépare les vésicules se précise de plus en plus, et ces dernières arrivent à ne former que de simples mailles séparant les travées du réseau : c'est d'ailleurs le même aspect que l'on retrouve sur les coupes.

Au milieu de la masse vitelloïde réfringente, persiste un amas de substance, à contours irréguliers, apparaissant sur les individus vivants sous forme d'une enclave centrale très nette, mais qui se résout en granulations après l'action des réactifs. Enfin, de distance en distance, aussi bien dans l'amas central que dans le réseau granuleux, on observe des corpuscules refringents, arrondis, de formes et de tailles irrégulières, tantôt isolés, tantôt groupés, qui retiennent fortement les substances colorantes et en particulier le carmin. Sur les préparations obtenues par énucléation, et même sur les coupes, ces corpuscules chromatophiles se présentent avec l'aspect de petits noyaux entourés d'un territoire protoplasmique; beaucoup d'entre eux présentent même un contour très net, garni de petits grains colorés qui figurent assez bien une couronne de granulations chromatiques; mais un examen attentif, avec un objectif à immersion, montre qu'il n'existe à l'intérieur de ces corpuscules rien qui puisse être assimilé à un réseau chromatique, que les grains qui se trouvent à leur périphérie sont accolés extérieurement à leur surface, et que l'on peut en trouver de semblables entièrement isolés et séparés des corpuscules en question. Il est d'ailleurs certain que ces corpuscules ne proviennent pas de noyaux préexistant dans la masse vitelloïde : lorsque la blastula est encore toute jeune, la masse vitelloïde ne renferme rien qui rappelle de près ou de loin un élément nucléaire. Il me paraît probable, par contre, que ce sont des produits chromatiques provenant, par émigration, du blastoderme, lorsque la blastula se trouve constituée. Avec la substance plasmique qui les entoure, ils me semblent assez comparables aux paracytes de Heymons, mais dans un état encore plus rudimentaire et n'ayant plus guère que la signification d'excrétions chromatiques. Au point

de vue morphologique, ils n'en ont pas moins un intérêt considérable et contribuent à donner à la masse vitelloïde les caractères d'un vitellus rudimentaire.

Après les détails qui précèdent sur la structure de la masse vitelloïde, il importerait maintenant de préciser son rôle physiologique ; mais nos connaissances sur la physiologie des embryons sont encore trop peu avancées pour qu'il soit possible d'étayer à ce sujet une opinion sur une base bien sérieuse. Il semble toutefois difficile de considérer la masse vitelloïde comme ayant une fonction comparable à celle d'un vitellus; car cette masse, très réduite au début, subit un accroissement proportionnel à celui de l'embryon. L'augmentation rapide de l'œuf montre bien d'ailleurs que celui-ci tire, presque dès le début, les éléments nécessaires à son développement du milieu extérieur; étant donné que l'absorption des éléments nutritifs se fait par la surface externe de la blastula, il paraît assez rationnel d'admettre que les produits de désassimilation sont éliminés du coté interne dans la cavité de segmentation qui deviendra plus tard la cavité gastrique. Mais il est fort possible aussi que les produits accumulés dans cette blastula ne soient pas entièrement inutilisables et qu'ils renferment des éléments destinés à être repris et assimilés par les cellules embryonnaires. Je serais en somme assez disposé à considérer la masse vitelloïde comme formée d'un faible résidu de segmentation, auquel vient se surajouter une substance résultant de l'activité cellulaire de la blastula.

Tous les stades qui précèdent se rencontrent dans la première quinzaine de juin ; et c'est vers le 15 juin que l'on voit apparaître le stade *grande blastula*.

DÉVELOPPEMENT GÉNÉRAL DE LA FORME DU CORPS (pl. XVII, fig. 11-19).

Le développement se poursuit ensuite de la façon suivante :

Lorsque la blastula a atteint toute sa taille, ses cellules prolifèrent activement, de telle sorte que le blastoderme qui n'avait qu'une seule rangée de cellules en a maintenant plusieurs ; bientôt la

symétrie bilatérale de l'embryon commence à s'accuser et un sillon circulaire (texte, fig. 4 et 5, *sp*, et pl. XVII, fig. 11, 12 et 13, *g*) se creuse suivant l'un des équateurs, mais sans intéresser toute la circonférence ; ce sillon, qui indique l'axe de la face ventrale, part d'une fossette antérieure qui est la première indication de la dépression buccale (*b*) ; assez superficiel dans sa partie moyenne, il se creuse au contraire assez profondément en arrière, de façon à donner à la partie postérieure un aspect légèrement bilobé.

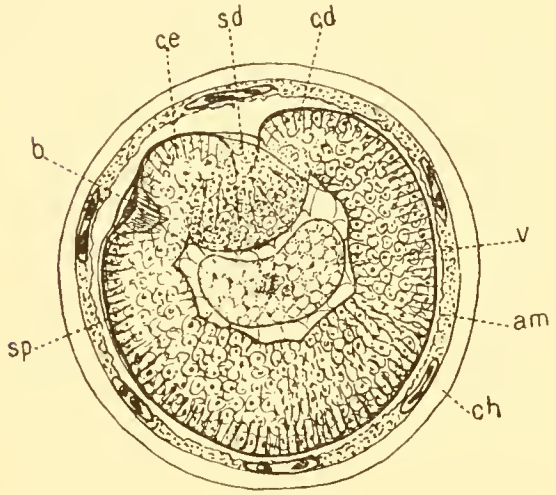


Fig. 4. — Œuf du *Synopeas rhanis* : première différenciation de l'embryon, ce dernier étant vu de profil ; *am*, amnios ; *b*, bouche ; *cd*, extrémité caudale ; *ce*, extrémité céphalique ; *ch*, chorion ; *sd*, sillon dorsal et transversal ; *sp*, gouttière primitive ; *v*, masse vitelloïde.

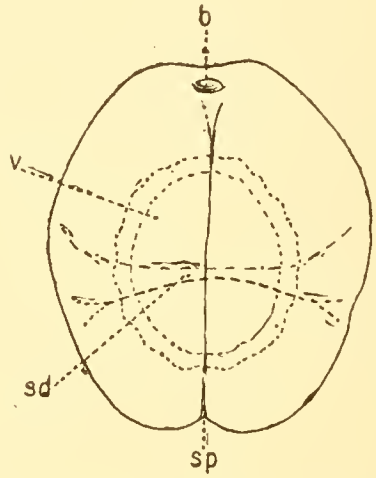


Fig. 5. — Embryon au même stade que celui de la figure 4, mais vu par la face ventrale. *b*, bouche ; *sd*, sillon dorsal et transversal, supposé vu par transparence ; *sp*, gouttière primitive ; *v*, masse vitelloïde.

D'une façon simultanée se creuse, sur la face opposée, un sillon transversal (texte, fig. 4 et 5 *sd*, et pl. XVII, fig. 11 et 14, *sd*) et par conséquent disposé en croix par rapport au précédent. Ce sillon finit par constituer une sorte de hile transversal (*sd*, fig. 5) qui donne à l'embryon vu de profil un aspect réniforme. C'est lui qui sépare sur la partie dorsale la région céphalique (*ce*) de la région caudale (*cd*, fig. 4). Dans le cas qui nous occupe, le vitellus faisant en effet défaut, il en résulte que le blastoderme, dans toute son étendue, concourt à la formation de l'embryon, et que la bandelette germinative se trouve en quelque sorte embrasser la totalité de l'œuf, de telle manière que l'extrémité céphalique vient en contact avec l'extrémité caudale. Ce

point de contact, où l'épithélium reste simple, correspond à la séreuse dorsale des autres Insectes : c'est à ce niveau que se forme le hile dont nous venons de parler, et qui, en se creusant sous forme d'invagination, va bientôt constituer l'intestin moyen (pl. XVII, fig. 15, 17 et 18, *ent*) ; c'est également là que plus tard, après la fermeture de l'invagination du mésentéron, se constituera la région dorsale.

Il résulte de ce qui précède que l'embryon est recourbé en sens inverse de celui indiqué par les autres auteurs (Ganin, Kulagin) ; pour eux le sillon transversal apparaissait sur la face ventrale et la région caudale se trouvait par suite repliée sous la face ventrale de l'embryon ; ils avaient évidemment été induits en erreur par ce fait que la queue, chez la larve libérée de son kyste, occupe en effet cette position et que la courbure de la larve est alors inverse de celle présentée par l'embryon dans l'œuf. Nous venons de voir que chez l'embryon la queue est repliée dorsalement et que la surface externe de l'œuf correspond à la face ventrale de l'embryon ; ce fait ramène sur ce point le développement des Platygasters à la règle générale.

Peu à peu, par suite de la formation d'un pli latéral, la forme du large céphalothorax se dessine (fig. 16, 17, 18). De chaque côté du sillon longitudinal médian qui s'atténue de plus en plus, on voit, au-dessous de la bouche, un repli triangulaire (fig. 16, *md*), où la cuticule commence à se différencier et qui est l'ébauche de la mandibule. La partie caudale se rétrécit, en même temps que la partie céphalothomique s'élargit latéralement ; puis apparaît, à l'extrémité caudale, un commencement de bifurcation ; un peu plus tard, se dessinent en bas du céphalothorax deux moignons qui sont les rudiments de la deuxième paire d'appendices de la larve et que, d'après les renseignements fournis par la comparaison avec d'autres larves d'Hyménoptères parasites, je considère comme appartenant au premier segment thoracique et comme représentant par conséquent la première paire de pattes (pl. XVIII, fig. 21 et 22, *pa*).

L'extrémité postérieure de la larve continue à s'accroître comme une sorte de bourgeon qui se recourbe en forme de cimier de casque

sur la face dorsale de l'embryon (fig. 15, *cd*) et présente par conséquent une courbure inverse de celle que présentera la larve cyclopoïde libérée de son enveloppe. A mesure que le bourgeon caudal s'accroît, son extrémité terminale prend un aspect bilobé de plus en plus accentué (fig. 17, 18 et 19) et sur chaque lobe apparaissent de grosses papilles en voie de chitinisation et qui sont les premiers rudiments des longues productions chitineuses garnissant l'extrémité postérieure de la larve cyclopoïde ; en s'exagérant et en s'effilant, les deux lobes terminaux réaliseront la fourche caudale que l'on observe chez cette dernière (fig. 21 et 22, *f*) ; enfin des sillons transversaux se produisent qui délimitent les segments.

ÉVOLUTION FINALE DE L'AMNIOS

Lorsque la larve cyclopoïde est entièrement formée, l'enveloppe amniotique, dont les gros noyaux sont toujours restés au nombre d'une douzaine, se dissocie en masses secondaires arrondies, plus ou moins allongées contenant de nombreuses granulations graisseuses et où se trouvent les noyaux vésiculaires, dégénérés, et en chromatolyse. Ces masses continuent à flotter quelque temps dans la cavité amniotique et on peut même les apercevoir en examinant par transparence une larve de Cécidomyie parasitée ; la paroi de l'œuf, transformé en une sorte de ballon sphérique, a atteint à ce moment une grande minceur et elle ne tarde pas à se rompre, mettant la larve cyclopoïde en liberté dans la cavité générale de la larve de Cécidomyie.

FORMATION ET DIFFÉRENCIATION DES FEUILLETS

Pendant que la forme générale de la larve s'est ainsi précisée, les cellules de la blastula primitive se sont d'abord multipliées d'une façon très active, de façon à former une couche fort épaisse sur la partie médiane de la face ventrale et diminuant au contraire d'épaisseur latéralement, à mesure que l'on s'avance vers le hile dorsal : ce n'est que, lorsque la forme de l'embryon se trouve déjà assez bien

indiquée que la différenciation des feuillets commence à s'établir d'une façon apparente.

L'endoderme primitif des Insectes représenté par les cellules vitellines faisant défaut, il se forme chez le Platygaster, un autre endoderme ayant une origine toute autre, et d'une façon très particulière que j'ai déjà signalée dans une note antérieure (1904). L'épithelium dorsal qui se trouve au milieu du hile s'invagine en effet en multipliant ses cellules, de façon à constituer l'endoderme, qui deviendra directement le sac gastrique ou intestin moyen. Au moment où ce phénomène s'accomplit, les cellules qui prennent part à l'invagination se différencient en augmentant de hauteur et présentent l'aspect habituel des cellules endodermiques.

L'orifice de l'invagination se ferme graduellement, d'avant en arrière, par rapprochement progressif de ses bords et la vésicule formant l'entéron se trouve ainsi incluse à l'intérieur de l'embryon. Puis l'entéron se met en relation avec le stomodæum qui se creuse au niveau de la dépression buccale. Le processus d'invagination du mésentéron qui vient d'être décrit commence à s'effectuer (en *sd*) au stade embryonnaire qui est représenté sur les figures 11, 12, 13, 14 (pl. XVII). Il est également en grande partie réalisé chez l'embryon plus avancé qui a été dessiné dans différentes positions, sur la même planche (fig. 15, 16, 17, 18, *ent*). Enfin on s'en rendra compte d'une façon plus complète en examinant des séries de coupes correspondant aux stades précédents : les figures 29 et 30 (pl. XVIII) représentent des coupes transversales, tandis que la figure 27 représente une coupe orientée dans le sens longitudinal ; il suffit notamment de jeter un coup d'œil sur les coupes F, G, H, I de la figure 29 pour se rendre compte de la nature du processus.

Toutes ces préparations de natures diverses, se contrôlant les unes les autres, ne me paraissent laisser aucune place au doute. On remarquera d'ailleurs les amas de la masse vitelloïde (*v*) teintés en jaune sur les figures 27, 29 et 30, *restant dans la cavité de segmentation*, et qui servent ainsi de témoins pour montrer que la cavité du mésen-

téron (*ent*) se forme d'une façon entièrement indépendante de la cavité de segmentation.

Ce processus offre une grande analogie avec celui d'une gastrulation et l'orifice dorsal, qui se ferme graduellement, se comporte entièrement comme un blastopore. Toutefois, le mésoderme étant à ce moment déjà formé (au moins partiellement) il est difficile au point de vue morphologique d'assimiler le stade qui nous occupe à une gastrula.

Ce mode de formation de l'intestin moyen s'écarte, comme on le voit, entièrement de ce qui se passe chez les autres Insectes. Mais on peut supposer que, si chez ces derniers l'invagination donnant naissance à l'intestin moyen ne se produit pas, c'est à cause du vitellus qui comble l'œuf et constitue un obstacle s'opposant à sa production; peut-être même faut-il considérer l'organe dorsal qui se forme chez un certain nombre d'Insectes et de Crustacés comme représentant à l'état d'ébauche ce processus.

Il importe d'ailleurs de faire observer que, en raison de l'absence du vitellus chez le Platygaster, le point où prend naissance l'invagination dorsale est contigu à la fois à la région céphalique et à la région caudale, et l'on peut dire par conséquent que, malgré la très grande différence apparente des processus, les cellules qui formeront l'intestin moyen chez les Platygasters ont les mêmes foyers formateurs que chez les autres Insectes Ptérygotes.

Ces foyers étant séparés chez ces derniers par toute la masse du vitellus, on a deux ébauches distinctes (endoderme antérieur et endoderme postérieur de Carrière), qui ne se rejoignent que peu à peu, tandis que chez les Platygasters les deux foyers sont contigus et se fusionnent, de sorte qu'il ne subsiste plus qu'une seule ébauche qui se développe sous forme d'invagination. Si cette interprétation des faits est exacte, on voit donc que, malgré son caractère exceptionnel, le processus qui donne naissance à l'intestin moyen chez les Platygasters, s'explique assez facilement, et qu'il ne s'écarte pas du mode de formation de cet organe chez les Insectes Ptérygotes à

vitellus, d'une façon aussi profonde que l'on serait d'abord tenté de le supposer.

Il est regrettable que nos connaissances sur la formation de l'endoderme et de l'intestin moyen chez les autres Arthropodes dépourvus de vitellus, ne soient pas plus avancées ; car il serait très intéressant de savoir si, chez eux, un processus analogue à celui qui existe chez les Platygasters ne se produirait pas. On aurait alors une base sérieuse pour dire, si, chez les Hyménoptères parasites, ce processus est bien réellement un phénomène de retour vers un état ancestral antérieur aux Insectes, et déterminé par la régression du vitellus.

ECTODERME, MÉSODERME ET CELLULES SEXUELLES.

L'ectoderme et le mésoderme se séparent par délamination après multiplication des cellules blastodermiques sur plusieurs rangs, cette multiplication se faisant surtout du côté ventral[1].

Il existe, comme nous l'avons vu, un stade où l'on peut observer un sillon longitudinal médian (pl. XVII, fig. 12 et 13, *g*) parcourant la face ventrale et que l'on peut considérer comme un sillon primitif rudimentaire représentant l'invagination mésodermique des autres Insectes ; il s'atténue et se perd en avant, où il constitue une simple dépression graduellement élargie du blasdoderme ; il se creuse au contraire, d'une façon profonde, à la partie postérieure et persiste à ce niveau beaucoup plus longtemps ; en ce point, il se produit même une invagination des plus nettes donnant naissance à une masse compacte et volumineuse de grosses cellules à noyaux clairs qui ne contiennent que de fines granulations chromatiques clairsemées et disposées en couronnes (fig. 28, *mes*[2]) ; cette masse qui termine l'embryon en arrière s'adosse à l'invagination gastrique : au fond du sillon, la prolifération est en ce point si active que l'ectoderme perd son

[1] Si l'on admet avec Lécaillon, que seules les cellules vitellines peuvent être désignées sous le nom d'endoderme, et que, par suite, l'endoderme fait defaut chez les Platygasters, le blastoderme devient alors l'ectoderme et l'on pourra dire que le mésoderme est formé par prolifération générale de l'ectoderme. Ce ne sont là que des façons différentes d'énoncer les mêmes faits.

aspect épithélial régulier et que les cellules ectodermiques se confondent avec celles de la masse mésodermique. Il est à noter qu'au stade où l'on observe ce qui précède, il n'existe pas encore, dans la partie postérieure de l'embryon, d'autre mésoderme que la masse indifférenciée qui vient d'être décrite, tandis que, dans la partie antérieure, le mésoderme (fig. 28, *mes*[1]) est, sinon différencié, du moins entièrement délaminé, et ses éléments, appliqués en lames contre les parois du corps, sont ordonnés de façon à indiquer la disposition cœlomique des segments primitifs : c'est surtout sur le segment mandibulaire (fig. 28) que l'on peut, à cause de la grandeur qu'il présente, se rendre compte de cette disposition. La différenciation mésodermique et la segmentation se font donc d'avant en arrière ; l'extension mésodermique se fait en outre du côté ventral au côté dorsal. Il est à remarquer que la masse mésodermique postérieure présente la plus grande similitude avec le massif des cellules sexuelles qui a été décrit à l'extrémité postérieure de la bandelette germinative de divers Insectes et notamment avec celui que Heymons a figuré chez le Grillon, tandis que la partie postérieure du sillon médian (fig. 28, *s*) est comparable à la « fossette génitale » du même auteur. Nous verrons du reste tout à l'heure que c'est dans la même situation que nous trouverons bientôt les cellules sexuelles groupées en un massif impair à la partie postérieure de la bandelette germinative. Il n'est donc pas douteux que la masse cellulaire postérieure (*mes*[2]), si elle n'est pas exclusivement formée de cellules sexuelles, contient du moins ces dernières, et nos connaissances actuelles sur l'évolution des Insectes nous autorisent à penser que ce sont les premières formées, celles qui sont le plus éloignées du fond de la gouttière, qui représentent les cellules sexuelles, tandis que, au contraire, les dernières participeront à la formation des tissus divers d'origine mésodermique.

Lorsque le mésoderme s'est isolé, l'ectoderme (*ec*) qui s'en est séparé n'est pas uniformément formé d'une seule couche de cellules; mais, par suite d'une abréviation et d'une condensation des phé-

nomènes embryogéniques, il présente déjà sur la face ventrale et au niveau de la région céphalique une région épaissie correspondant au futur système nerveux, qui reste d'ailleurs indifférencié pendant toute la phase larvaire correspondant à la larve cyclopoïde.

DESCRIPTION DE LA LARVE CYCLOPOÏDE

(pl. XVIII, fig. 21, 22, 23; texte, fig. schémat. 6 et 7).

Extérieur. — La larve cyclopoïde est formée de deux parties, un céphalothorax et un abdomen. Le céphalothorax a une forme discoïdale, la face ventrale étant concave, tandis que la face dorsale est au contraire convexe.

La face ventrale présente en avant, près du bord antérieur, une bouche élargie transversalement (*b*) et s'ouvrant comme la poche d'un gousset ; de chaque côté de la bouche se trouvent les antennes (fig. 23, *at.*), qui présentent une forme très particulière ; elles comprennent chacune deux tubercules placés l'un à côté de l'autre : le plus interne qui chevauche sur le premier est largement excavé et dans cette excavation se trouve logé un prolongement conique formé de 2 articles ; le dernier article est tronqué à son extrémité et surmonté d'un petit bâtonnet qui est évidemment une terminaison sensorielle.

En dessous de la bouche, (fig. 23 et texte fig. 6) se trouve tout un ensemble de parties fortement chitinisées et hérissées de pointes, dont l'interprétation m'a été singulièrement facilitée par la comparaison avec une larve d'Hyménoptère parasite que j'ai trouvée chez la larve de *Cecidomyia lychnidis* et dont je parlerai plus loin. Ces parties sont les suivantes:

1° Immédiatement au-dessous de la bouche une pièce transversale (mx^2) saillante en avant, fortement chitinisée, ayant l'aspect d'une sorte de *radula* et hérissée de nombreuses pointes chitineuses, de teinte brune ou jaune, disposées sur plusieurs rangs. La partie postérieure est lisse et fait saillie sous forme d'une crête transversale au-dessus d'une fossette (*fo*) assez profonde et allongée transversa-

lement qui sépare cet appareil du suivant ; ces rapports sont surtout appréciables, lorsque l'on examine l'animal de profil (fig. 24 et texte

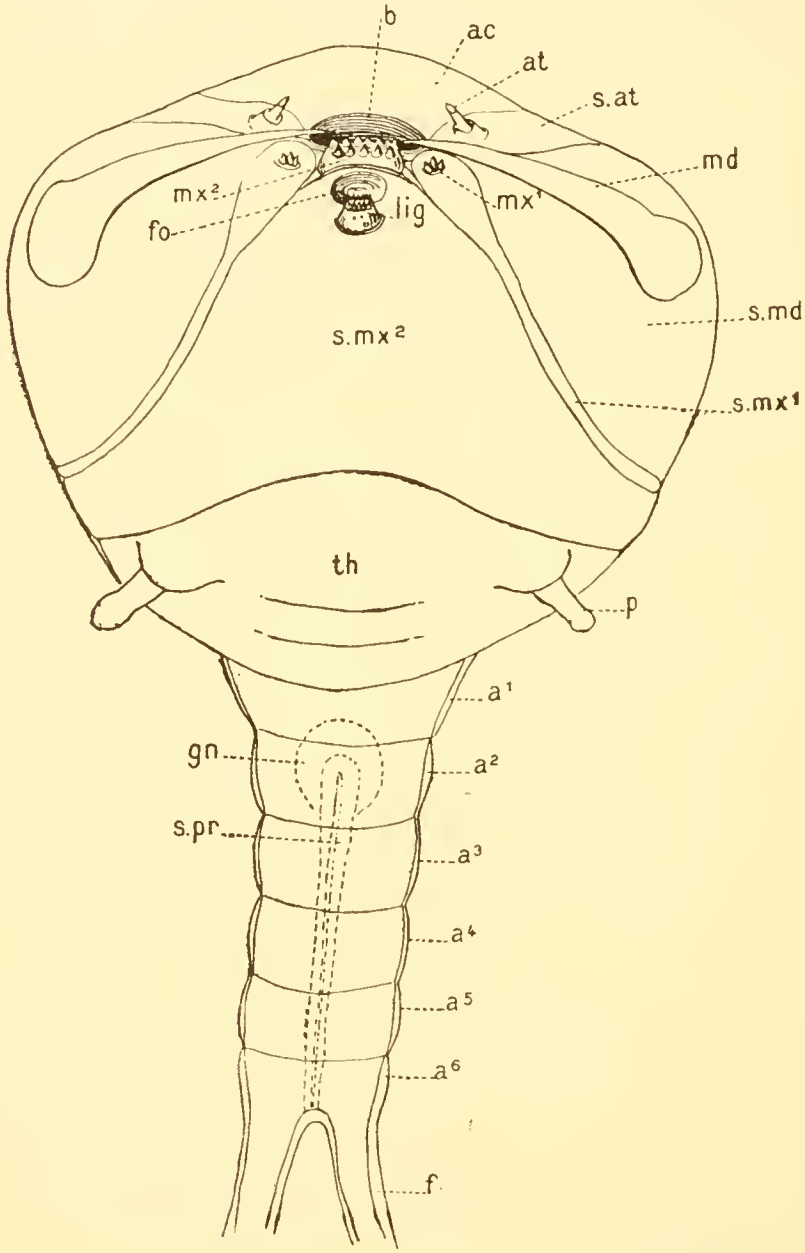


Fig. 6. — Larve cyclopoïde de Platygaster, figure théorique (face ventrale). — L'entéron n'a pas été figuré.

A^1 - a^6, segments abdominaux ; *ac*, acron ; *at*, antenne ; *b*, bouche; *f*, furca, *fo*, fossette ; *gn*, ébauche genitale ; *lig*, ligula ; *md*, mandibule ; *mx*¹, mâchoire; *mx*², lèvre inférieure ; *p*, patte ; *s.md*, segment mandibulaire ; *s.mx*¹, segment de la mâchoire; s.*mx*², segment de la lèvre inferieure ; *s.pr*, sillon proctodéal ; *th*, segments thoraciques.

fig. 7), c'est-à-dire dans une position que l'on n'arrive à donner à l'animal qu'avec une certaine difficulté, la larve, en raison de sa forme

ayant en effet toujours une tendance naturelle à se présenter par sa face ventrale ou sa face dorsale. L'organe que nous venons de décrire correspond au labium.

2° En dessous de l'organe précédent et séparé de lui par la fossette profonde dont nous avons parlé, une petite pièce triangulaire (*lig.*), fortement saillante en avant et hérissée à son extrémité de nombreuses dents chitineuses beaucoup plus petites que celles qui se trouvent sur le labium. Cet organe représente la ligule ou langue.

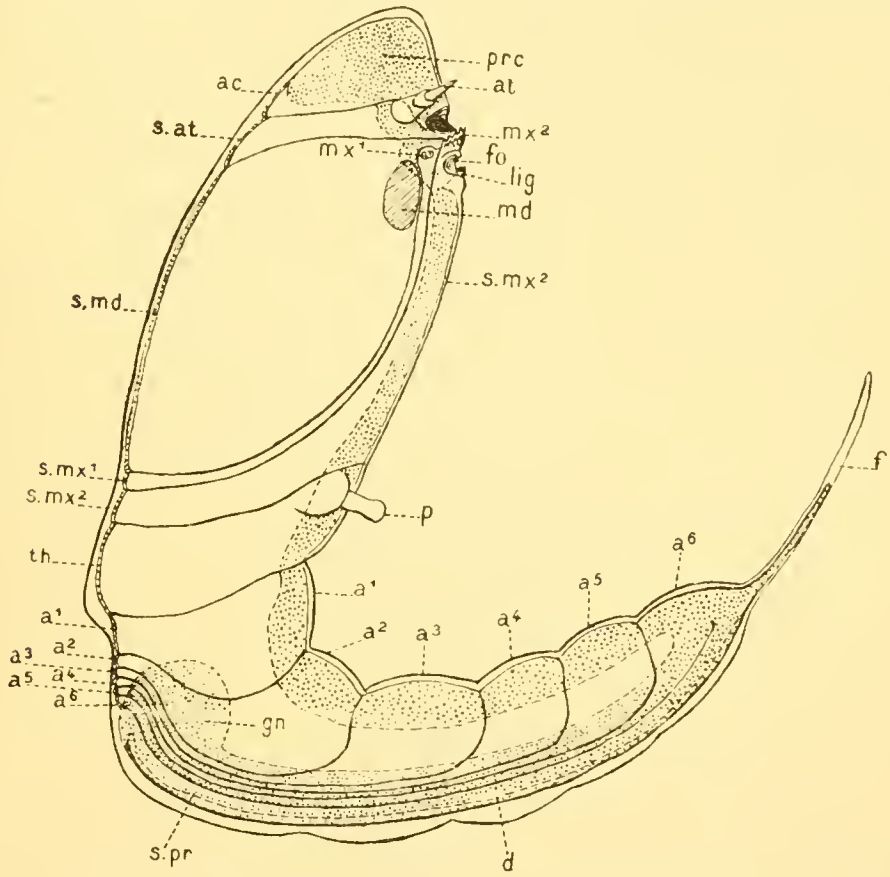


Fig. 7. — Larve cyclopoïde de Platygaster, figure théorique (profil). — L'entéron n'a pas été figuré. a^1-a^6, segments abdominaux ; *ac*, acron ; *at* antenne ; *d*, prolongement postérieur et dorsal de la bande embryonnaire; *fo*, fossette; *f*, furca; *gn*, ébauche génitale, *lig*, ligule ; *md*, base de la mandibule ; mx^1, mâchoire ; mx^2, lèvre inférieure ; *p*, patte ; *prc*, lobe procéphalique ; *s.at*, segment antennaire ; *s.md*, segment mandibulaire ; $s.mx^1$, segment de la machoire; $s\ mx^2$, segment de la lèvre inférieur ; *spr*, sillon proctodéal ; *th*, segments thoraciques.

3° De chaque côté du labium se trouve un petit tubercule formé de trois papilles chitineuses (mx^1) et que l'on peut avec vraisemblance considérer comme représentant la mâchoire.

Après le système qui précède et séparées de lui par un assez grand intervalle viennent les mandibules (*md*), insérées très en dehors et dont la situation en arrière par rapport aux parties précédentes n'est qu'apparente, si l'on se place au point de vue morphologique : ce sont en effet morphologiquement les premiers appendices après les antennes. Ces grandes mandibules recourbées en forme de longs et forts crochets très fortement chitinisés et de teinte brun jaune, contribuent, pour une très forte part, à donner aux larves des Platygasters le faciès si particulier qui les caractérise : leurs muscles adducteurs très puissamment développés (pl. XVII, fig. 19 et pl. XVIII, fig. 21 et 22, *mm*) divergent de la base en éventail et se voient facilement par transparence ; le segment mandibulaire lui-même est démesurément grand et forme la plus grande partie du céphalothorax.

A la partie postérieure du céphalothorax, se trouve inséré de chaque côté un appendice large et court (*pa*), qui est formé de deux parties, une partie basilaire en forme de socle, qui se continue avec le céphalothorax sans limite articulaire, et un article terminal, mobile sur la partie précédente et relié à elle au moyen d'une véritable articulation; cet article est triangulaire et à l'extrémité où la chitine s'amincit brusquement, on voit un bouton papilleux placé sous la cuticule et qui paraît être une terminaison sensorielle ; ces appendices, comme nous le verrons, peuvent être considérés comme représentant la première paire de pattes thoraciques.

Disons enfin, pour terminer la description de cette face ventrale du céphalothorax, que deux crêtes chitineuses incurvées convergent vers la partie chitineuse dentée qui représente la lèvre inférieure et se continuent avec la crête transversale qui se trouve à la base de celle-ci ; elles délimitent ainsi sur la face ventrale une grande surface triangulaire (texte, fig. 6, *sm.x*²) qui correspond au segment labial et qui se confond à la partie postérieure avec le premier segment thoracique sans ligne de séparation, comme il en existe une sur le schéma.

Pour justifier l'homologation des différentes parties qui précèdent,

telle qu'elle a été exposée, il convient maintenant de comparer notre larve de Platygaster avec la larve de l'Hyménoptère parasite dont j'ai parlé plus haut et que l'on pourra trouver en abondance en automne dans les larves si communes de *Cecidomyia lychnidis* vivant elles-mêmes dans les boutons floraux déformés de *Lychnis dioïca*.

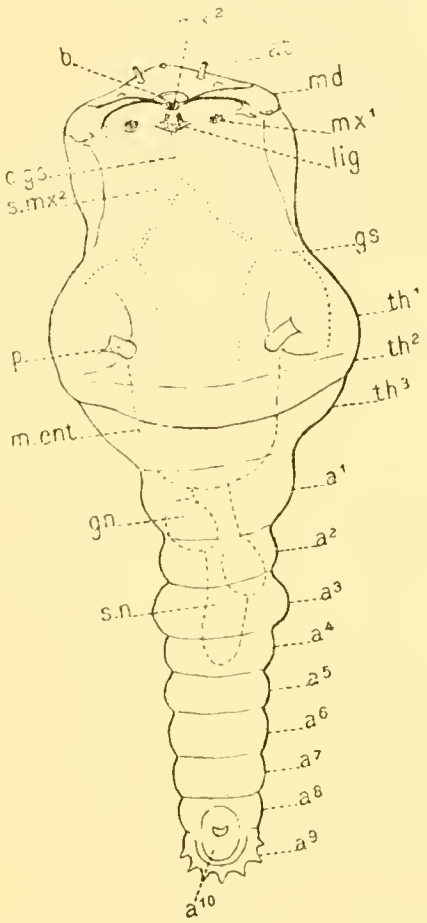


Fig. 8. — Larve d'un Hyménoptère parasite de *Cecidomyia lychnidis*.
*a*¹, *a*¹⁰, segments abdominaux ; *at*, antenne ; *b*, bouche ; *cgs*, canal excréteur commun des glandes salivaires ; *gn*, organes de la génération ; *gs*, glandes salivaires ; *lig*, ligule ; *md*, mandibule ; *m.ent*, mesenteron ; *mx*¹, mâchoire ; *mx*², lèvre inférieure ; *p*, patte thoracique ; *s.mx*², segment de la lèvre inférieure (très développé) ; *sn*, système nerveux ; *th*¹, *th*², *th*³, segments thoraciques.

Cette larve (texte, fig. 8 et 9) présente avec quelques modifications un squelette céphalique externe très comparable à celui de la larve du Platygaster, mais avec cette circonstance très précieuse au point de vue de l'interprétation morphologique des parties, que les glandes salivaires (glandes labiales) (texte, fig. 8, *gs*), faisant entièrement défaut dans la larve cyclopoïde, sont présentes et laissent voir par trans-

parence avec la plus grande netteté leurs canaux excréteurs et le canal commun impair, dont l'orifice externe constitue un point de repère de premier ordre. Or il suffit de jeter les yeux sur la figure 8 du texte pour voir que cet orifice se trouve dans une fossette située entre deux formations chitineuses impaires, placées au-dessous de la bouche et qui correspondent manifestement à celles qui occupent la même situation chez le Platygaster ; ce rapport nous indique que la désignation de labium que nous avons donnée à la partie supérieure, et celle de ligule que nous avons donnée à la partie inférieure sont pleinement justifiées.

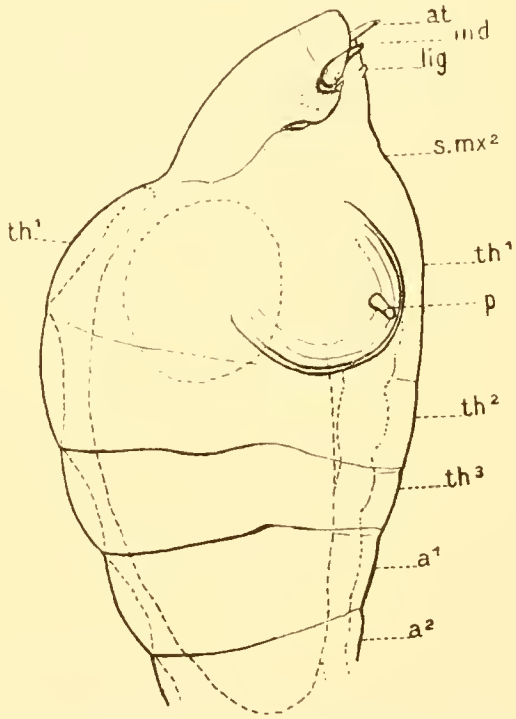


Fig. 9. — Larve semblable à celle de la figure 8, mais vue de profil. Lettres comme dans la figure 8.

Etant donné ce qui précède, l'homologation morphologique des appendices du Platygaster correspondant aux antennes et aux mandibules, ne souffre plus de difficultés ; quant aux tubercules latéraux formés de quelques papilles chitineuses, ils occupent bien par rapport aux parties qui précèdent la place que doivent occuper les mâchoires et peuvent être considérés comme les représentant.

La difficulté serait plus grande pour les appendices qui se trouvent

à la partie postérieure du céphalothorax, si nous n'avions pas la faculté de recourir encore à la larve d'Hyménoptère parasite (Texte, fig. 8 et 9) qui nous a déjà permis de comprendre les parties précédentes ; chez cette larve, on rencontre en effet les mêmes appendices pédiformes (*p*) que chez les Platygasters ; à cause de la minceur de leur chitine, ils peuvent d'abord passer inaperçus ; mais il suffit de mettre la larve de profil (Texte, fig. 9) pour les découvrir et, lorsque l'on aura appris à connaître ainsi leur situation, on pourra les apercevoir aussi, lorsque la larve se présentera par la face ventrale (Texte, fig. 8). Or, dans cette larve, ainsi qu'on le voit sur la figure 9 qui la représente de profil, le premier anneau thoracique (th^1) est indépendant du bouclier céphalique, et il est facile de constater que l'appendice en question appartient bien au premier segment thoracique et représente la première paire de pattes.

Il résulte donc de ce qui précède que le bouclier des larves cyclopoïdes des Platygasters est formé des segments céphaliques et au moins du 1er anneau thoracique.

Abdomen. — Morphologiquement, la région que nous désignons pour simplifier sous le nom d'abdomen chez la larve cyclopoïde, comprend peut-être, outre l'abdomen proprement dit, les deux derniers segments thoraciques.

Sur les figures schématiques 6 et 7 du texte, nous n'avons compris dans cette région que des segments abdominaux, tous les anneaux thoraciques étant supposés faire partie du céphalothorax.

L'abdomen présente une forme conique, la base se continuant avec le céphalothorax ; lorsque l'animal est à l'état de repos, il est, *après l'éclosion,* toujours recourbé sur la face ventrale ; il est segmenté ; mais la limite entre les segments n'est pas toujours très nettement indiquée, surtout sur la face dorsale : on peut néanmoins arriver à reconnaître la présence de six segments, le dernier ou telson contenant vraisemblablement en puissance au niveau de sa base tous les segments abdominaux manquants, qui doivent exister chez les formes larvaires subséquentes ; il se termine par deux longs appendices

divergeant en forme de fourche (*f*, fig. 21 et 22) et qui constituent l'une des structures les plus caractéristiques de la larve. Ils ont à peu près la longueur de l'abdomen et sont hérissés de longues pointes chitineuses ; sur le même segment et à la base de la fourche précédente se trouvent en outre deux lobes en forme d'épaulettes (*ép*) garnis de nombreuses soies.

Un des traits d'organisation les plus importants de la larve cyclopoïde réside dans l'état embryonnaire et incomplet de la région abdominale qui vient d'être décrite.

ORGANISATION INTERNE DE LA PREMIÈRE FORME LARVAIRE

(pl. XVIII, fig. 31)

Parois du corps ; muscles. — La paroi dorsale de la larve est sur une grande partie de son étendue réduite à une mince couche de cellules ectodermiques constituant l'hypoderme. On remarque pourtant en avant deux épaississements latéro-dorsaux correspondant aux lobes procéphaliques des embryons des autres Insectes (fig. 31, A, *ce*), et en arrière un long épaississement dorsal et médian, parcouru par un sillon (*spr*), qui correspond aux ébauches proctodéale et génitale (*gn*) dont nous parlerons plus loin (fig. 31 *C* ; texte fig. 7). La paroi ventrale, en général beaucoup plus épaisse que la paroi dorsale, est formée d'une couche ectodermiqne à plusieurs rangs de cellules qui comprend à la fois l'hypoderme et l'ébauche indifférenciée du système nerveux. Des tissus mésodermiques indifférenciés s'observent aussi du côté ventral ; très abondants dans la région postérieure du corps, ils s'appliquent contre l'ectoderme ventral épaissi, de façon à se confondre avec lui : il en résulte que cette région conserve ainsi chez la larve cyclopoïde le caractère embryonnaire de la bande germinative. Dans cette partie postérieure, les cellules mésodermiques indifférenciées sont pressées les unes contre les autres : elles sont à l'état de repos et entrent de nouveau en activité pour se multiplier et se différencier au moment de la

constitution de la seconde forme larvaire, donnant alors naissance aux muscles et autres organes mésodermiques de cette dernière.

En dehors des tissus mésodermiques indifférenciés, la larve cyclopoïde présente des muscles destinés à mouvoir les appendices qui lui sont propres, et à fléchir ou à étendre l'abdomen. Les grands muscles adducteurs mandibulaires (*mm*) sont surtout remarquables par leur énorme taille (pl. XVIII, fig. 21); les fibres qui forment les faisceaux divergent en éventail de la base de la mandibule et s'insèrent de chaque côté sur une large surface de la région latéro-dorsale du céphalothorax. Ces muscles naissent aux dépens des éléments mésodermiques qui limitent les cavités cœlomiques du segment mandibulaire.

Il est à remarquer que chez la larve cyclopoïde, aucune couche musculaire ne revêt la paroi de l'intestin moyen.

Si l'on excepte les larges surfaces d'insertion des muscles mandibulaires (pl. XVII, fig. 19, *imm*), la région des lobes céphaliques et la région proctodéo-génitale, la paroi dorsale se trouve aussi réduite à une seule couche épithéliale qui n'est doublée d'aucun élément mésodermique et cette paroi dorsale rappelle ainsi la séreuse dorsale des embryons des autres Insectes.

Des muscles pairs latéro-dorsaux et latéro-ventraux réunissent entre eux les segments abdominaux; les muscles ventraux sont les plus développés et leur section colorée en orange apparaît nettement sur les coupes transversales colorées par l'hématoxyline et l'orange (fig. 31).

Un fait très remarquable dans l'organisation de la larve cyclopoïde, c'est l'état de retard présenté par sa partie postérieure, ce qui tient à ce que la différenciation se fait d'avant en arrière. Tous les segments abdominaux, comme nous l'avons vu, sont loin d'être différenciés, et de plus, on peut dire que le véritable plafond dorsal morphologique des anneaux abdominaux présents fait défaut, ainsi que l'indique d'une façon schématique en coupe transversale la figure 11 du texte. Toute la partie dorsale de l'abdomen de la larve cyclopoïde n'est pas en effet constituée par les tergites de ces anneaux

et ceux-ci représentés théoriquement sur les figures schématiques 7 et 10 par des arceaux rudimentaires qui prolongent sur le dos les segments a^1, a^2, a^3. etc., ne se forment en réalité que ultérieurement par suite de l'extension sur le dos et d'avant en arrière des parties latérales de la bande embryonnaire ventrale. L'examen des figures 7, 10 et 11 du texte permettra de se rendre compte de ce processus.

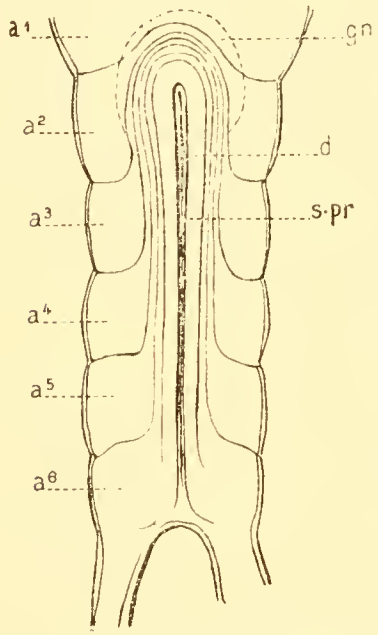


Fig. 10. — Figure théorique de la région abdominale d'une larve cyclopoïde de Platygaster, vue par la face dorsale.
A1-a6, segments abdominaux representés théoriquement sur la région dorsale par des arceaux linéaires; *d*, prolongement postérieur et dorsal de la bande embryonnaire, creusé en son milieu du sillon proctodéal, *spr ; gn*, ébauche génitale.

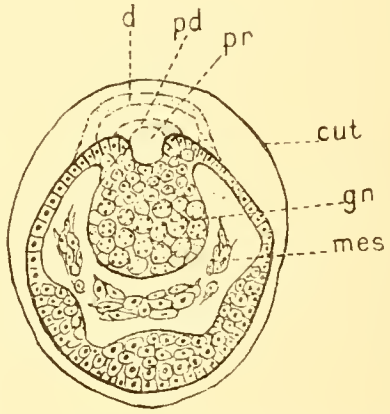


Fig. 11. — Coupe transversale théorique de la région abdominale d'une larve cyclopoïde de Platygaster.
La paroi dorsale *d*, et le plafond dorsal *pd* du proctodæum n'existent pas encore ; le proctodæum *pr* est représenté par un simple sillon; *cut*, cuticule ; *gn*, ébauche génitale ; *mes*, mésoderme.

Quant à la partie dorsale (*d*, fig. 7 et 10), elle est formée par le prolongement postérieur de la bande embryonnaire recourbée en crochet sur elle-même en arrière [1]. Cette partie dorsale présente un sillon profond longitudinal et médian qui aboutit à l'échancrure basale de la furca. Plus tard nous verrons que ce sillon se fermera

[1] Si l'on admet avec Ch. Janet que l'intestin terminal de l'Insecte adulte est formé aux dépens de deux segments spéciaux invaginés, on pourrait dire que cette partie dorsale de l'abdomen de la larve cyclopoïde correspond à ces deux segments (segments de l'ampoule rectale et de l'intestin grêle). Remarquons toutefois que la façon dont semblent se différencier les nouveaux segments en arrière du telson, se concilie difficilement avec cette interprétation segmentaire de l'intestin postérieur.

graduellement d'avant en arrière, à mesure que se développeront les régions tergales, de façon à constituer l'intestin terminal. Chez la larve cyclopoïde, il n'est recouvert que par la cuticule qui passe ininterrompue à sa surface, de telle sorte que cette larve ne révèle nullement à l'extérieur les détails d'organisation qui précèdent : ce n'est qu'à l'aide des coupes et de l'examen par transparence des larves vivantes que l'on peut s'en rendre compte. Il est à noter que les légers étranglements qui indiquent la métamérisation passent aussi bien sur la partie dorsale que sur la partie ventrale, contribuant ainsi à masquer la curieuse particularité organique qui vient d'être signalée. La figure 11 du texte qui représente une coupe transversale de l'abdomen permet de bien comprendre ce qui précède. Les parties supérieures (*d* et *pd*) représentées en pointillé n'existent pas encore chez la larve cyclopoïde et correspondent respectivement à la paroi dorsale du corps et au plafond du proctodœum.

Tube digestif. — Il est formé uniquement par le grand sac gastrique (*ent*) qui occupe une grande partie de la cavité générale du corps. Il est formé d'un épithélium de grandes cellules bombant vers la cavité générale et limitées du côté interne par une zône qui se colore fortement par l'hématoxyline ; les noyaux sont volumineux et présentent un riche réseau de chromatine. A l'intérieur de la cavité gastrique se trouve une masse amorphe formée de sécrétions ou de substances alimentaires qui se colore très fortement par l'hématoxyline. L'épithélium n'est doublé à l'extérieur par aucune couche cellulaire mésodermique ; à l'extrémité postérieure pourtant, quelques cellules mésenchymateuses s'y trouvent accolées, lui formant ainsi une séreuse rudimentaire, qui se prolonge en arrière sous forme d'un tractus conjonctif allant se fixer à l'ébauche proctogénitale et indiquant ainsi d'avance le trajet qui sera plus tard occupé par l'intestin postérieur. Tout le reste du sac gastrique est dépourvu d'éléments mésodermiques. Au niveau de l'orifice buccal, il se rétrécit en forme de col et les cellules diminuent graduellement de taille pour se raccorder avec l'hypoderme ; il n'y a pas de démarcation indi-

quant la limite entre le stomodœum et l'intestin moyen. Des éléments musculaires relient la paroi dorsale de la région pharyngienne au tégument dorsal et agissent comme dilatateurs du pharynx.

Sillon proctodœal (*s. pr.*). — Il est à remarquer qu'il n'existe pas, à proprement parler, de proctodœum chez la première forme larvaire. On pourrait pourtant considérer comme tel le sillon dorsal longitudinal et médian, qui parcourt l'abdomen, partant de la base de la furca pour aboutir à l'ébauche génitale ; mais, ainsi que nous l'avons vu plus haut, ce n'est qu'une simple dépression linéaire et dorsale de l'hypoderme, au-dessus de laquelle passe la cuticule d'une façon ininterrompue, et nullement une invagination en doigt de gant. Ce sillon ne pourrait donc être considéré que comme un rudiment du proctodœum, qui, pour se constituer, devra se fermer dorsalement et se prolonger du côté de son extrémité aveugle au-delà de l'ébauche génitale. Remarquons d'ailleurs que ce sillon proctodœal n'est visible à l'extérieur que par suite de la transparence de la cuticule; aucune dépression cuticulaire ne traduit sa présence et il n'existe pas de trace d'anus chez la larve cyclopoïde.

Ébauche génitale (*gn*). — L'ébauche génitale est impaire et placée sur la ligne médiane dorsale à la partie antérieure de l'abdomen près du céphalothorax. Elle forme à ce niveau une sorte de calotte hémisphérique très épaisse et coiffe l'extrémité du sillon proctodœal. Elle bombe fortement par sa partie inférieure dans la cavité du corps et constitue de ce côté un massif parfaitement isolé de la cavité générale, tandis qu'elle se continue par la face opposée avec la paroi dorsale sur laquelle se trouve creusé le sillon proctodœal (Pl. XVII, fig. 31, coupe C, *gn*, *spr*).

La différenciation est si peu avancée à ce niveau que l'ectoderme, le mésoderme (*mes*) qui donne naissance aux tissus mésodermiques du proctodœum et des organes génitaux, et les cellules sexuelles elles-mêmes, se trouvent fusionnés en un seul massif, sans ligne de démarcation tranchée; néanmoins, les cellules sexuelles serrées les unes contre les autres et formant une masse impaire volumineuse (*gn*)

se reconnaissent aisément sur les coupes colorées à l'hématoxyline, à leur coloration pâle et à leur grand noyau vésiculaire qui ne contient le plus souvent que de fines granulations chromatiques.

Système nerveux. — Il n'existe pas de système nerveux distinct, pendant la première forme larvaire; mais on peut dire qu'il est contenu en puissance dans les lobes procéphaliques et l'épaississement ectodermique ventral.

Systèmes respiratoire et circulatoire. — Ils sont complètement absents chez la larve cyclopoïde.

PASSAGE DE LA LARVE CYCLOPOÏDE A LA DEUXIÈME FORME LARVAIRE. LARVE INTERMÉDIAIRE

(Pl. XVIII, fig. 24 et 25)

Après s'être alimentée pendant quelque temps aux depens de la larve de Cécidomyie, la larve cyclopoïde s'accroît sensiblement de volume, et cet accroissement peut s'effectuer sans une mue immédiate, grâce à la distension de la cuticule larvaire. Toutefois le bouclier céphalothoracique dorsal et la région céphalique tout entière sont trop fortement chitinisés pour être intéressés d'une façon notable par cette distension qui porte surtout sur la cuticule abdominale et sur la cuticule ventrale du céphalothorax.

En même temps, une couche de liquide, se formant au-dessous de la cuticule, l'isole ainsi de l'hypoderme sous-jacent.

Il résulte de ce qui précède que, peu à peu, l'abdomen perd sa segmentation et sa forme caractéristique et que, demeurant de même largeur que le céphalothorax, il se continue avec lui sans ligne de démarcation.

Tout l'animal, très augmenté de volume et parvenu au stade de la *larve intermédiaire,* prend alors un aspect utriculaire semblable à celui représenté sur la figure 24.

Il est coiffé sur la partie antéro-dorsale par la partie dure et fortement chitinisée du bouclier céphalothoracique.

Les pattes *pa*, en raison de la distension de la cuticule, sont repor-

tées assez en arrière, tandis que, par suite du retrait des tissus elles se vident et se trouvent bientôt réduites à une enveloppe cuticulaire. La furca elle-même ne constitue plus qu'une dépouille plus ou moins froissée et entièrement vide (fig. 24 et 25, *f*.).

PHÉNOMÈNES INTERNES SE PRODUISANT PENDANT LE PASSAGE DE LA LARVE CYCLOPOÏDE A LA DEUXIÈME FORME LARVAIRE

(*a*) *Phénomènes régressifs.* — Je n'ai réuni sur ce sujet que des données peu nombreuses : Les gros muscles mandibulaires dégénèrent ; mais le processus par lequel s'opère cette dégénérescence reste indéterminé. Les tissus qui se trouvent à l'intérieur des appendices se rétractent en s'écartant de la cuticule, et le moignon qui remplissait cette dernière chez la larve cyclopoïde se raccourcit progressivement, jusqu'au moment où il finit par se confondre avec la paroi du corps : c'est ainsi que dans la figure 24, nous voyons les prolongements en doigt de gant, qui remplissent les branches de la furca, n'être plus représentés, après la régression progressive, que par des mamelons occupant l'extrémité postérieure du corps. On peut observer parfois quelques rares éléments cellulaires désagrégés flottant dans l'espace sous-cuticulaire ; mais, en tout cas, l'histolyse qui se produit est peu importante et ne s'effectue que d'une façon graduelle : il n'existe pas de phénomène d'amputation caudale semblable à celui dont parle Ganin.

Phénomènes évolutifs. — Après une phase d'arrêt ou de ralentissement des phénomènes évolutifs correspondant à la larve cyclopoïde, ces phénomènes reprennent une nouvelle activité, au moment où va se constituer la larve secondaire sous la cuticule de la première larve. Les éléments mésodermiques se multiplient activement sur la face ventrale et gagnent du côté dorsal ; peu à peu la paroi dorsale s'étend et se complète ; le sac gastrique, dont l'épithélium s'aplatit de plus en plus, prend enfin un énorme développement et empiète progressivement sur la région abdominale, en même temps que l'ébauche procto-génitale se trouve repoussée en arrière.

Les lobes procéphaliques se développent beaucoup, sous forme de gros épaississements ectodermiques correspondant au protocérebron (pl. XIX fig. 34, *cer*) ; ils sont creusés, au moment où ils se développent, d'une cavité qui communique avec l'extérieur, de sorte que la façon dont ils se forment n'est pas sans analogie avec un processus d'invagination ; cette cavité (qui correspond peut-être au bourrelet intraganglionnaire de Vialannes [1], mais se développant à un moment où l'hypoderme n'est pas encore séparé du cerveau), sépare ainsi la masse cérébrale en deux parties, dont la plus antérieure paraît correspondre au premier lobe protocérébral, tandis que la deuxième correspondrait aux deuxième et troisième lobes protocérébraux réunis ; ce n'est qu'assez tardivement que le protocérébron s'isole complètement de l'hypoderme et que celui-ci rétablit sa continuité au-dessus de la cavité d'invagination laquelle fera désormais partie de la cavité du corps. Le processus par lequel il s'est formé tient donc à la fois de la délamination et de l'invagination.

Le deutocérébron et le tritocérébron se présentent en arrière des parties précédentes, de chaque côté et en arrière de la bouche, comme de simples épaississements ectodermiques (*at*) beaucoup moins développés que ceux du protocérébron, et qui vont se continuer avec la partie antérieure de la chaîne nerveuse correspondant aux ganglions sous-œsophagiens. Toute la chaîne nerveuse, d'abord très développée en largeur, se sépare par délamination de l'hypoderme. Il est à noter que la chaîne nerveuse ventrale (*sn*) est déjà isolée (fig. 36 et suivantes), alors que toute la partie correspondant à la région postérieure du cerveau et au collier œsophagien est encore fusionnée avec l'hypoderme (fig. 34 et 35) ; au même moment, les lobes protocérébraux (fig. 34, *cer*) qui constituent de beaucoup la partie la plus volumineuse du cerveau sont également isolés, au moins partiellement, et il en résulte que le système nerveux différencié peut ainsi, dans une certaine mesure, être considéré à ce stade, comme formé de deux parties isolées l'une de l'autre ; l'une antérieure, correspondant

[1] Voir Henneguy (1904), p. 369, fig. 246, *big*.

aux lobes protocérébraux, et l'autre, postérieure, correspondant à la chaîne ventrale : et il est fort possible que ce soit sur un fait semblable que se base l'opinion de Grassi d'après laquelle le système nerveux de l'Abeille dériverait de deux ébauches distinctes, l'une correspondant aux lobes procéphaliques et l'autre à la chaîne ganglionnaire.

Dès le moment où la chaîne ventrale s'isole, les ganglions sont déjà distincts et l'on peut déjà constater l'existence des commissures et des connectifs ; ce n'est donc pas, au moins dans le cas du *Synopeas*, sous forme d'une simple bandelette cellulaire que s'isole le système nerveux ventral ; mais il prend naissance en présentant déjà les traits fondamentaux de sa structure définitive, se distinguant seulement par sa très grande largeur relativement aux dimensions de l'animal ainsi que par le grand rapprochement de ses ganglions ; ce sont là d'ailleurs des caractères propres aux embryons des autres Insectes. L'isolement des ganglions postérieurs accompagne la différenciation des segments qui leur correspondent et se fait à mesure que de nouveaux segments s'ajoutent à ceux qui existaient déjà.

L'hypoderme (*hy*) qui résulte sur la face ventrale de la délamination de la chaîne nerveuse n'est pas uniformément formé d'une seule couche de cellules ; mais on remarque des épaississements hypodermiques (fig. 36, p^1), ayant sur les coupes une forme lenticulaire et placés de chaque côté des ganglions des trois segments thoraciques ; ce sont les histoblastes des premières, deuxièmes et troisièmes paires de pattes. Il est plus difficile, à ce stade encore peu avancé, de distinguer les histoblastes des antennes et des pièces buccales, paraissant fusionnés avec la partie du système nerveux qui leur correspond. Ceux des mandibules sont représentés pourtant par un massif de cellules assez distinct, surmonté d'une petite dent cuticulaire représentant la très petite mandibule de la deuxième forme larvaire et qui est visible sous l'ancienne cuticule de la larve cyclopoïde (md^2, fig. 35). C'est pendant ce stade de larve intermédiaire que se constitue l'intestin terminal. Il se forme par rapprochement sur

le dos des lèvres du sillon proctodœal à mesure que se complète la paroi dorsale de l'abdomen ; celle-ci se développe en s'avançant comme un rideau tiré d'avant en arrière au-dessus du sillon proctodœal. On peut dire que, chez la larve cyclopoïde, le proctodœum était réduit à son plancher, à son demi-cylindre ventral (texte fig. 11) et que pour se compléter chez la larve secondaire, il se fermera dorsalement au fur et à mesure que la partie dorsale des segments se constituera elle-même par rapprochement et fusionnement graduel d'avant en arrière des bords de la bande embryonnaire ventrale. Le cylindre proctodœal se trouvera ainsi complété et invaginé au-dessous de l'hypoderme qui aura rétabli sa continuité.

Toutefois ce processus n'est pas le seul qui préside à la formation de l'intestin terminal. Simultanément, par son extrémité aveugle, le proctodœum continue à s'accroître par un processus de bourgeonnement et d'invagination, semblable à celui qui se présente chez les autres Insectes : il dépasse ainsi de plus en plus en avant l'ébauche génitale. Inversement, la partie postérieure du proctodœum correspondant au sillon proctodœal de la larve cyclopoïde subit une assez forte rétraction qui entraîne en même temps l'ébauche génitale vers l'extrémité postérieure du corps.

Il est possible que chacun des deux processus qui viennent d'être décrits préside respectivement à la formation de l'une des deux parties de l'intestin terminal : l'intestin grêle serait alors formé par le processus d'invagination, tandis que l'ampoule rectale et le rectum devraient leur origine au processus de recouvrement ; mais il m'a paru difficile d'apporter des preuves suffisamment démonstratives à cette manière de voir.

Quoi qu'il en soit à cet égard, lorsque le proctodœum est nouvellement formé chez la larve intermédiaire, on constate qu'il présente deux parties à lumière très distincte : une postérieure (fig. 39, *pr*), dont la cavité est aplatie latéralement et se continue avec la partie postérieure du sillon proctodœal non encore recouverte : elle correspond à la future ampoule rectale. L'autre partie, antérieure,

(fig. 37, *pr*) à large lumière arrondie, forme le cul de sac terminal de l'intestin grêle et s'adosse à la partie dorsale et postérieure du sac gastrique (*ent*). Ces deux parties caractérisées par leurs cavités bien ouvertes, sont réunies entre elles par une région où la paroi est au contraire très épaisse et la lumière très petite et à peine perceptible (fig. 38, *pr*). Tout le proctodœum est constitué par une épaisse couche épithéliale formée de hautes cellules cylindriques et tapissée de tissus mésodermiques. Au niveau de son extrémité aveugle et dilatée en ampoule terminale, prennent naissance trois petits diverticules en doigt de gant, qui se dirigent en avant, l'un impair occupant une position dorsale et médiane par rapport au sac gastrique, les deux autres paires et occupant une position latérale par rapport au même organe : ces trois diverticules deviendront les tubes de Malpighi (fig. 37, *tm.*). L'extrémité aveugle du proctodœum s'accole intimement à la paroi du sac gastrique ; mais il n'existe entre les deux aucune communication.

Organes génitaux (*gn*). — Rejetée progressivement vers la partie postérieure, l'ébauche génitale d'abord impaire (pl. XVIII, fig. 31, *c*, se divise progressivement en deux lobes placés de chaque côté de l'intestin, et réunis encore chez la larve intermédiaire par une large commissure ventrale passant au-dessous du proctodœum (pl. XIX, fig. 38, *gn*).

Glandes salivaires (*gs*). — Elles n'apparaissent qu'assez tardivement, et lorsque la larve intermédiaire présente une forme très gonflée, sans région abdominale distincte à l'extérieur. A cause de la chitinisation assez forte des téguments chez la larve de *Synopeas rhanis*, on ne les distingue guère par transparence et il faut avoir recours aux coupes pour les étudier (pl. XIX, fig. 36-38) ; elles sont au contraire bien visibles chez les larves intermédiaires à cuticule plus fine, appartenant à d'autres espèces, telles que par exemple le *Trichacis remulus* (pl, XX, fig. 54). Elles naissent sous forme d'invaginations ectodermiques paires qui prennent naissance de chaque

côté de la chaîne nerveuse ventrale, vers l'union de la tête et du thorax, aussitôt après la masse ganglionnaire sous-œsophagienne, c'est-à-dire relativement très en arrière. Une fois qu'elles ont commencé à se former, ces invaginations s'achèvent avec une grande rapidité. La lumière est d'abord virtuelle et ne s'ouvre que graduellement, à mesure que la glande se développe d'avant en arrière. La paroi est dès le début formée par de grandes cellules cubiques à noyau volumineux riche en chromatine. Il n'existe pas d'abord de canal pair commun, et ce n'est que par la suite que se formera ce dernier, en reportant ainsi très en avant l'orifice excréteur.

Appareil respiratoire. — C'est chez la larve intermédiaire, en dessous de la cuticule de la larve cyclopoïde que se constitue l'appareil respiratoire. Les trachées (fig. 35, 36, *tr*) naissent plutôt par des proliférations épithéliales de l'ectoderme que par de véritables invaginations : ce n'est là en tous cas qu'une différence de faible importance avec le processus qui se rencontre habituellement chez les Insectes. Toujours est-il que les troncs stigmatiques se présentent, aux stades que j'ai observés, comme des cordons pleins chez la larve intermédiaire et aboutissent à des épaississements ectodermiques imperforés correspondant aux stigmates (fig. 36 *st*).

Les troncs latéraux (fig. 35 et 36 *tr*), qui réunissent entre eux ces troncs stigmatiques sont au contraire perforés d'une étroite lumière, Toutes les trachées ont du reste à ce stade précoce des parois relativement épaisses, formées de cellules bien distinctes, et présentent par contre une lumière fort étroite ou nulle ; aussi sont-elles beaucoup plus apparentes sur les coupes qu'elles ne le seront chez la larve secondaire entièrement développée.

Le troisième disque stigmatique se fait remarquer par sa taille volumineuse et par sa forme très bombée ; il apparaît, de chaque côté sur les coupes transversales, formant une saillie arrondie au-dessous de la cuticule de la larve cyclopoïde ; il est remarquable par les hautes cellules columnaires qui le constituent et il reçoit un gros cordon trachéen privé de lumière qui par son extré-

mité opposée rejoint la longue trachée courant latéralement le long du corps.

Appareil circulatoire. — L'appareil circulatoire est toujours nul, et je n'ai rien vu qui puisse même être considéré comme un rudiment du cœur.

C'est sous la forme de la larve intermédiaire dont il vient d'être question et à un degré d'évolution plus ou moins avancé que la larve de *Synopeas rhanis* passe l'hiver dans la larve de Cécidomyie qui est encore généralement vivante et dont les organes sont encore bien conservés : la larve de Cécidomyie est elle-même placée à l'intérieur de son cocon soyeux.

LARVE SECONDAIRE

Les figures de Ganin rendent suffisamment compte de l'aspect extérieur de cette larve.

C'est vers la fin de mars ou dans le commencement d'avril que la larve intermédiaire subit une mue pour se transformer en larve secondaire. J'ai constaté *de visu* sa formation dans les circonstances suivantes : Au commencement d'avril 1905, j'avais mis en observation une larve de Cécidomyie qui hébergeait à son intérieur une larve intermédiaire de Synopeas ; pour empêcher sa dessication elle fut placée entre deux verres de montre avec quelques gouttes d'eau ; tous les jours la larve parasitée était attentivement surveillée et examinée au microscope : sa transparence permettait de suivre les changements de forme du parasite. Au début, la larve de Synopeas se trouvait à un stade de larve intermédiaire encore peu avancé ; mais le 12 et le 13, sous l'influence de chaudes journées, elle grossit brusquement. Le 14 elle subit une mue et apparut sous la forme de larve secondaire (pl. XIX, fig, 32). Celle-ci se voit par transparence sous la forme d'une grande tache d'un jaune brun vif, entourée elle-même d'une zone claire (*l*) se détachant sur le fond plus obscur formé par le tissu adipeux et les viscères de l'hôte. Cette tache jaune brun répond au

sac gastrique de la larve parasite qui s'est nourrie aux dépens de la lymphe et des tissus de la Cécidomyie, tandis que la zone claire périphérique correspond au corps même du parasite ; vers l'extrémité antérieure, on peut en outre distinguer la mue (*d*), qui vient d'être abandonnée et qui est facilement perceptible, grâce à la présence des grands crochets mandibulaires.

Le hasard m'ayant conduit à étudier la larve secondaire du *Trichacis remulus* avant celle du *Synopeas rhanis*, et toutes les larves secondaires de Platygasters étant très semblables entre elles, j'ai considéré qu'il serait superflu de refaire l'étude détaillée de celle du *Synopeas rhanis*. Bien que tout ce qui va suivre, sauf peut-être quelques détails très secondaires, pourrait s'appliquer au *Synopeas rhanis*, il importe toutefois de prévenir que c'est le *Trichacis remulus* qui m'a fourni les principaux matériaux d'étude pour la larve secondaire.

Cette forme larvaire ne présente pas, au début, de segmentation extérieure distincte ; mais la disposition des muscles latéro-ventraux visibles par transparence, et sur laquelle a insisté Ganin, indique néanmoins nettement la métamérisation : on distingue de chaque côté huit de ces bandes musculaires parallèles qui partent d'un axe médian ventral pour se diriger obliquement d'avant en arrière vers les parties latérales du corps.

La bouche, surmontée du lâbre (fig. 33 *l*), est disposée pour la succion et est pourvue à sa partie supérieure de muscles puissants : la paroi du pharynx forme une masse charnue et épaisse d'où les muscles rayonnent en éventail sur la région céphalique ; cette paroi peut ainsi s'élever ou s'abaisser, et la bouche se trouve ouverte ou complètement fermée.

En dehors de la bouche se trouvent deux mamelons correspondant aux mandibules et qui sont pourvus de deux très petites dents encore blanches, à peine chitinisées et qui sont des crochets mandibulaires évidemment infonctionnels. Les mâchoires de la première paire sont représentées par de simples mamelons ovalaires se trouvant en arrière

des mandibules. Les mâchoires de la deuxième paire ne sont pas distinctes et sont déjà fusionnées en un labium, dont la seule différenciation extérieure consiste en une petite crête chitinisée transversale, saillante en son milieu. En arrière de cette petite crête et séparé d'elle par un espace encore assez grand, se trouve l'orifice impair des glandes salivaires, en forme de croissant, dont le bord inférieur est saillant et fortement chitinisé; cette partie, saillante ainsi en avant, qui porte l'orifice excréteur de la glande salivaire représente la ligule.

L'anus est placé à la face ventrale, tout à fait à l'extrémité postérieure du corps et présente la forme d'une fente longitudinale assez longue entourée d'un bourrelet.

Outre ces détails de structure superficiels, la transparence de la larve secondaire permet de voir de nombreux détails d'organisation, dont, pour plus de sûreté, j'ai précisé l'étude à l'aide de coupes transversales [1].

Le sac gastrique est remarquable par son énorme taille, et il remplit presque toute la cavité du corps. Le proctodœum s'est complété; mais il se termine toujours en cul de sac à son extrémité antérieure, qui est en rapport avec la face dorsale de la partie postérieure du sac gastrique; la région postérieure du proctodœum présente une lumière resserrée, tandis que la région antérieure est dilatée et reçoit à son extrémité les trois tubes de Malpighi dont nous avons déjà parlé.

Ceux-ci, au lieu d'être de courts diverticules, sont devenus maintenant de longs tubes, dont un médian et dorsal par rapport au sac gastrique et les deux autres latéraux. Les glandes salivaires sont remarquables par leur largeur et bien visibles par transparence. Le canal excréteur est encore très court à cette époque et l'orifice excréteur, par suite, encore très en arrière (fig. 33).

[1] Ces coupes que j'ai jugé inutile de figurer ont été faites sur la larve du *Synopeas rhanis*, tandis que les examens par transparence ont été faits surtout sur la larve du *Trichacis remulus*; mais, ainsi qu'il a été dit plus haut, il y a fort peu de différences entre les larves secondaires des Platygasters qui ont une première forme répondant au type cyclopoïde.

Le système nerveux comprend, outre le cerveau maintenant entièrement isolé de l'hypoderme, une chaîne nerveuse, dans laquelle j'ai compté sur les coupes dix ganglions distincts placés en arrière de la masse sous-œsophagienne. Le dernier ganglion, au moins dans les stades jeunes, est encore étroitement pressé contre l'extrémité du proctodœum dont il se sépare progressivement.

Les organes respiratoires sont encore infonctionnels. Les trachées ne contiennent pas d'air; les deux grands troncs trachéaux latéraux n'ont qu'une lumière très étroite ; les futurs troncs stigmatiques sont encore de simples cordons cellulaires. Les deux premiers correspondent aux stigmates du mésothorax et du métathorax. Le troisième particulièrement saillant et épais, occupant une position plus dorsale correspond au segment médiaire ; sa structure est assez différente de celle des autres et il est caractérisé par la présence de hautes cellules vacuolaires ; il reçoit un cordon trachéen volumineux relié au tronc latéral. Berlese avait déjà reconnu l'existence de ce stigmate modifié chez certaines larves de Formicides, en lui donnant sa réelle signification [1]. Certes il serait difficile de l'homologuer chez la larve des Platygasters où il ne ressemble à rien moins qu'à un stigmate, si l'on n'avait comme terme de comparaison le même organe chez certaines larves de Chalcidiens. On peut en effet constater chez elles l'existence sur le segment médiaire d'un stigmate parfaitement reconnaissable comme tel, mais qui présente une taille anormale beaucoup plus grande que les autres et qui est placé plus dorsalement.

La région dorsale du corps est occupée chez la larve secondaire des Platygasters par une masse adipeuse assez importante ; mais je n'ai rien vu qui puisse être considéré comme un organe central de la circulation : cet organe fait certainement défaut, au moins dans les stades jeunes de la larve secondaire, chez le *Synopeas rhanis*.

Les histoblastes des membres qui se trouvent déjà à l'état d'épais-

[1] Berlese (A.). — Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici, p. 215, fig. 55 et 56 (*Rivista di Patologia vegetale*, X-XI, 1900-1901).

sissements hypodermiques chez la larve intermédiaire, sont maintenant bien différenciés, et l'on constate facilement sur les coupes, les histoblastes des antennes et ceux des pattes des trois anneaux thoraciques. Ils se présentent sous la forme d'un épaississement discoïdal invaginé dans une dépression en forme de cupule de l'hypoderme, la fine cuticule passant sur le tout, de façon à masquer la structure.

Il faut signaler aussi des groupes d'œnocytes placés sous l'hypoderme, en arrière des épaississements stigmatiques et présentant une disposition segmentaire. Ces amas œnocytaires sont placés dans le voisinage des insertions dorsales des muscles dorso-latéraux.

TROISIÈME FORME LARVAIRE

Il y a à peine lieu, si ce n'est pour la facilité de l'étude, de distinguer avec Ganin une troisième forme larvaire de la deuxième; car elles diffèrent peu l'une de l'autre, la troisième représentant seulement un degré d'évolution plus complet et plus avancé; on passe d'ailleurs insensiblement de l'une à l'autre. D'après Ganin il y aurait pourtant une mue séparant les deux formes; il se peut qu'il en soit ainsi; mais je ne l'ai pas observé. On peut d'autre part se demander, si ce n'est pas la présence de mandibules chez la troisième forme larvaire, mandibules que Ganin croyait absentes chez la deuxième, qui portait cet auteur à admettre l'existence d'une mue; or nous avons vu que les mandibules sont déjà différenciées chez la deuxième forme larvaire et même sous la cuticule de la larve cyclopoïde.

Chez la troisième forme larvaire (fig. 33), la segmentation est nettement indiquée à l'extérieur; le corps est divisé en 10 à 11 segments, sans compter la tête. Le segment prothoracique est petit, distinct seulement sur la partie dorsale et fusionné sur la face ventrale avec le segment labial (segment double de Carrière).

Les crochets mandibulaires, bien que petits, sont devenus très nets, à cause de leur coloration brune due à leur chitinisation : ils sont très acérés, évidemment fonctionnels et portés par deux gros tuber-

cules. Les stigmates sont différenciés ; toutefois je n'en ai compté de chaque côté que quatre ou cinq au maximum, chez les larves des Platygasters que j'ai observés. Le premier, étant placé très en avant, pourrait être, au premier abord, attribué au premier segment thoracique ; mais il se trouve en réalité sur le bord antérieur du deuxième segment thoracique. Le troisième stigmate est celui du segment médiaire, il présente les caractères aberrants déjà signalés chez la larve secondaire, mais est à ce moment bien plus apparent : il se montre sous la forme d'un grand disque formé par un épaississement hypodermique et auquel aboutit un tronc trachéen semblable à celui des autres stigmates ; il est entièrement imperforé et pareil à une sorte d'histoblaste aux dépens duquel devra se former plus tard le grand stigmate du segment médiaire de l'adulte.

De chaque côté du corps et recevant les troncs stigmatiques, court un grand tronc trachéen qui est relié à son congénère du côté opposé par une arcade dorsale passant derrière le cerveau.

FIN DE L'ÉVOLUTION

Lorsque la larve du Platygaster a atteint tout son développement, elle a consommé tous les tissus de son hôte, et elle reste emprisonnée à l'intérieur de la cuticule de la larve de Cécidomyie qui durcit et constitue au parasite une sorte de puparium logé lui-même à l'intérieur du cocon du Diptère. Quelque temps avant la nymphose, grâce à la coloration d'un jaune brun orangé du sac gastrique, on peut très bien se rendre compte du phénomène décrit par Berlese chez les Diptères et qui consiste dans l'extravasation du contenu du sac gastrique dans la cavité générale. L'estomac cesse en effet d'être visible, et le corps tout entier de la larve prend la vive coloration jaune que présentait avant cet organe.

Le stade nymphal, qui, après une mue, succède à la troisième forme larvaire ne présente rien de spécial : la nymphe est libre dans le puparium formé par la cuticule de l'hôte et derrière elle se trouve une petite masse brune formée par les excréments qui ont été

rejetés par la troisième forme larvaire, lorsque son intestin terminal s'est mis en relation avec le sac gastrique. C'est dans les mêmes conditions qu'on trouve l'imago avant son éclosion dans le courant d'avril et la figure 113 (pl. XXIV), bien que se rapportant à une autre espèce de Platygaster, rend bien compte de l'aspect que présente alors le Synopeas emprisonné dans le puparium formé par la cuticule de son hôte. Ainsi que nous l'avons vu, les éclosions des Insectes parfaits se font dans les derniers jours d'avril et dans le courant de mai. L'Insecte passe l'hiver soit à l'état de larve intermédiaire, soit à l'état de larve cyclopoïde entièrement développée.

Développement du *Trichacis remulus* Walker.

Ce Proctotrypide est un parasite de la Cécidomyie destructive et de la Cécidomyie de l'Avoine.

J'ai depuis longtemps commencé l'étude de son développement et quelques résultats ont été déjà publiés dans un mémoire antérieur (1897).

Faute de matériaux d'études je dus interrompre ce travail et rester dans l'incertitude au sujet de plusieurs faits qui m'avaient paru mériter une attention toute spéciale.

Les mêmes envois qui me permirent en 1900 et en 1902 de terminer l'histoire du développement polyembryonnaire du *Polygnotus minutus* me fournirent aussi les matériaux utiles pour poursuivre et compléter l'étude du *Trichacis remulus*.

Ce qui frappe d'abord dans ce développement, c'est la localisation constante de ce parasite, au début de son évolution, dans la chaine nerveuse de la larve de la Cécidomyie.

Le *Trichacis remulus* est un parasite extrêmement commun de la Cécidomyie destructive et il arrive souvent que l'on rencontre beaucoup plus de larves parasitées par ce Proctotrypide que de larves indemnes de ses atteintes. J'ai d'autre part examiné des centaines de ces larves de différentes provenances, au cours de différentes années et je suis en mesure d'affirmer que l'œuf du *Trichacis remu-*

lus se rencontre toujours dans la chaîne nerveuse de la Cécidomyie.

Ne m'étant pas trouvé dans une région envahie par la Cécidomyie destructive et ayant poursuivi mes études d'après des envois successifs faits à des dates préalablement fixées, je n'ai pu observer la ponte de ce Platygaster. Mais, comme pour le *Polygnotus minutus*, j'ai trouvé des larves de Cécidomyies venant d'éclore et encore à peine descendues le long du chaume, qui étaient déjà parasitées par le *Trichacis remulus*. Le Trichacis ne peut donc que pondre son œuf dans l'œuf même de la Cécidomyie, ou peut-être, mais d'une façon moins probable, dans la larve au moment de son éclosion, et avant qu'elle n'ait abandonné la feuille pour descendre le long du chaume, en se cachant sous les gaines foliaires.

Lorsqu'ils sont encore tout jeunes, ces œufs logés dans la chaîne nerveuse déforment cette dernière de façon à constituer des sortes de tumeurs qui font fortement saillie latéralement (pl. XIX, fig. 46 et 46 *a*); ils sont placés dans une loge qui est séparée de la cavité générale de l'hôte par une paroi formée d'éléments dépendant de la chaîne nerveuse; cette paroi est assez mince dans la partie centrale de la calotte saillante formée par le kyste; mais elle s'élargit graduellement vers la périphérie de cette calotte pour se continuer largement avec le tissu nerveux.

A mesure que l'œuf s'accroît, il est repoussé vers l'extérieur et finit par être chassé en dehors du tissu nerveux qui reprend en dessous de lui sa continuité; mais l'œuf est, dans tous les cas, arrêté par l'enveloppe conjonctive de la chaîne nerveuse et est retenu captif entre cette enveloppe et le tissu nerveux, de sorte que, pendant tout son développement, il restera sous la forme d'un kyste appendu à cette chaîne (fig. 44, 47, 48).

Je m'imagine que l'œuf du Trichacis étant pondu entre les éléments encore faiblement unis et élastiques de la chaîne nerveuse, est, par la réaction même de ces éléments et peut-être aussi par suite de leur multiplication, graduellement énucléé vers l'extérieur de la chaîne où il se trouve fatalement retenu par la gaine conjonctive qui lui

oppose un obstacle infranchissable. Il me paraît impossible d'interpréter autrement les rapports que j'ai invariablement observés entre l'œuf et la chaîne nerveuse. Très souvent cette énucléation a lieu de façon à diriger l'œuf juste vers l'extrémité terminale et postérieure de la chaîne (fig. 43, 44, 47 et 48). Il se loge ainsi dans le cul de sac terminal de l'enveloppe conjonctive, et celui-ci constitue à l'œuf un kyste qui se pédiculise vers la base sur une longueur plus ou moins grande, mais qui se continue toujours sans ligne de démarcation et d'une façon aussi manifeste que possible avec l'enveloppe conjonctive de la chaîne nerveuse; l'œuf du parasite se trouve alors suspendu comme une sorte de grelot à l'extrémité de la chaîne ganglionnaire de la Cécidomyie (fig. 47 et 48 et pl. XX, fig. 49 et 50).

Il arrive fréquemment qu'un seul système nerveux de Cécidomyie présente plusieurs kystes de Trichacis, et l'on peut parfois en rencontrer jusqu'à quatre qui sont appendus à l'extrémité de la chaîne ganglionnaire (fig. 44).

Dans d'autres cas on en trouve un ou deux à l'extrémité de la chaîne et d'autres encore échelonnés sur ses côtés. Lorsque les kystes sont fixés latéralement à la chaîne nerveuse, ils sont en général sessiles au lieu de se pédiculiser plus ou moins comme ceux qui occupent l'extrémité terminale.

Les réactions que les œufs de Trichacis déterminent dans le cours du développement sur les éléments appartenant à l'hôte avec lesquels ils se trouvent en rapport sont extrêmement curieuses.

Du côté des cellules de la chaîne nerveuse elle-même, il y a bien quelques modifications qui interviennent et l'on voit notamment certains noyaux prendre un développement très au-dessus de la moyenne.

Mais les principales réactions s'effectuent du côté des cellules qui constituent la paroi externe du kyste formé aux dépens de l'enveloppe conjonctive du système nerveux. Les éléments de cette membrane, qui, à l'état normal, sont très petits et aplatis se gonflent et grossissent au contact de l'œuf du parasite ; leurs noyaux prennent également une très grande dimension et les éléments cellulaires qui

constituent le kyste dans lequel se trouve l'œuf du parasite se trouvent ainsi constituer de véritables cellules géantes [voir notamment la figure 51 (pl. XX) ainsi que les figures 47, 48, 50, 52, *k* (pl. XIX)].

Sur les kystes qui sont suspendus à l'extrémité postérieure de la chaîne nerveuse, on voit nettement ce revêtement cellulaire formé par les cellules géantes se continuer par l'intermédiaire du pédicule avec l'enveloppe conjonctive de la chaîne (pl. XIX, fig. 47, 48, *gc*); et, sur cette dernière, ainsi que sur le pédicule, on voit des noyaux hypertrophiés de tailles diverses qui établissent la transition entre les noyaux normaux et les noyaux géants du kyste.

Si des préparations bien choisies et se trouvant à des stades convenables permettent d'interpréter la nature et l'origine de ces cellules géantes, il arrive souvent, par contre, lorsque l'on a affaire à des stades assez avancés, que ces rapports sont beaucoup moins faciles à préciser et l'on pourrait alors croire à des connexions encore plus intimes que les précédentes entre les cellules géantes et le système nerveux. C'est cette manière de voir que j'avais antérieurement adoptée ; mais, depuis que j'ai étudié des stades plus précoces, je ne pense pas que, en aucun cas, on puisse voir dans ces cellules géantes autre chose que des cellules conjonctives modifiées. Ces cellules, comme nous l'avons vu, dépendent, au moins en partie, de l'enveloppe conjonctive de la chaîne nerveuse; mais il me paraît vraisemblable qu'elles peuvent aussi dériver d'amibocytes venant se fixer après coup contre cette enveloppe pour la renforcer. Dans les stades jeunes, ces cellules ont en effet une ressemblance étroite avec les amibocytes et peuvent n'avoir alors avec le kyste qu'une faible adhérence. On peut aussi voir par transparence sur les jeunes larves parasitées et vivantes des agglomérations d'amibocytes autour des tumeurs formées par les kystes le long de la chaîne nerveuse (fig. 45).

Lorsque les larves contenues à l'intérieur des kystes ont atteint tout leur développement, la taille des cellules géantes s'est encore

accrue ; elles sont souvent alors resserrées à leur base et renflées en massue à leur extrémité libre ; leur contenu protoplasmique offre une structure fibrillaire longitudinale très nette. Leur extrémité libre et renflée présente un ou deux gros noyaux vésiculaires. Tandis que les cellules d'âge moyen conservent une grande transparence, les plus âgées sont au contraire chargées de gouttelettes graisseuses et deviennent entièrement opaques. Les noyaux subissent une dégénérescence marquée : tantôt la chromatine raréfiée se porte à la périphérie, de façon à former une couronne de granulations irrégulières ; tantôt, au contraire, des masses très colorables par les réactifs, sphériques ou polyédriques se concentrent à leur intérieur.

Quel est maintenant le rôle de ce kyste de cellules géantes qui entoure le parasite ? On ne peut guère le considérer que comme une galle animale interne produite sous l'influence de la réaction de l'hôte à l'excitation déterminée par le parasite.

Au point de vue du déterminisme, cette assimilation me paraît entièrement légitime. Mais il y aurait peut-être exagération à considérer que le parasite doit tirer un bénéfice spécial de l'élaboration de substances de réserve dans ces cellules géantes. Car, lorsqu'il sortira de son kyste, il se mettra à dévorer tous les tissus de l'hôte, et rien n'indique qu'il y ait intérêt pour lui à ce que une partie plus ou moins grande des éléments nutritifs de l'hôte ait été élaborée d'une façon particulière à l'intérieur des cellules géantes.

Je crois donc devoir renoncer à cette interprétation téléologique des galles animales internes en question et je les considère simplement comme ayant leur raison d'être dans les réactions réciproques de l'hôte et du parasite. Si la production de ces galles implique une tendance téléologique quelconque, il est même très admissible que cette tendance doive exister en faveur de l'hôte et non du parasite : Il y a lutte entre le parasite et les éléments de l'hôte ; cette lutte se manifeste par les réactions dont nous avons parlé et aboutit, dans un certain nombre de cas, à la mort de l'œuf du parasite : il n'est pas rare en effet de voir des œufs de Trichacis contenant un embryon

assez avancé, mais mort et profondément dégénéré : ces œufs sont alors enveloppés dans un kyste formé de nombreuses cellules géantes ayant atteint de très fortes dimensions. Dans la très grande majorité des cas toutefois, le parasite sort vainqueur de la lutte qui s'engage entre ses propres éléments anatomiques et ceux de l'hôte dans lequel il se trouve hébergé.

Après cette étude du kyste entourant l'œuf du Trichacis, passons maintenant à l'étude de cet œuf. L'œuf avant la ponte a été représenté sur la figure 42 (pl. XIX). Son pôle antérieur (céphalique) se prolonge en un court manubrium légèrement incurvé correspondant au long pédicule du Synopeas ; son pôle postérieur presente une fine membranelle.

Au premier stade que j'ai observé après la ponte (fig. 43), l'œuf comprend une petite morula de 6 à 8 cellules et un amnios représenté par deux gros noyaux placés à côté l'un de l'autre et répondant au type des *paranucleus* que j'ai fait connaître antérieurement chez *l'Encyrtus fuscicollis*.

La morula se transforme presque aussitôt en *blastula* qui s'accroît rapidement (fig. 46 a, 48). Les gros noyaux de l'amnios se multiplient par division directe et constituent alors de grosses masses irrégulièrement arrondies, se colorant vivement par le carmin, qui entourent l'embryon.

Le développement de ce dernier se poursuit d'une façon tout à fait analogue à celle qui a été décrite pour le *Synopeas* et aboutit à la formation de la première forme larvaire qui répond au type cyclopoïde (pl. XX, fig. 50, 53). J'ai notamment pu observer le stade où l'intestin moyen communique avec l'extérieur par deux orifices : l'un est la bouche qui est en relation avec l'intestin moyen par l'intermédiaire du stomodœum; l'autre est l'orifice d'invagination dorsale qui se ferme ultérieurement comme un blastopore (fig. 52).

La description que j'ai donnée dans un mémoire antérieur (1897) de la larve cyclopoïde du *Trichacis* et les détails dans lesquels je viens d'entrer à propos de celle du *Synopeas rhanis*, me permettront

de passer sous silence l'étude de la larve cyclopoïde du *Trichacis remulus*. La figure 53 permet d'ailleurs de s'en faire une idée suffisante.

Le reste de l'évolution ne présente rien de particulier qui mérite d'être noté et l'on peut se reporter à ce que nous avons dit à ce sujet à la fin du chapitre concernant le *Synopeas rhanis*. La figure 54 représente la larve cyclopoïde parvenue au stade de larve intermédiaire.

ÉVOLUTION DE L'AMNIOS.

L'amnios subit une évolution parallèle à celle de l'embryon.

Ainsi que nous l'avons vu, c'est à un stade très précoce que commence à se différencier l'amnios du *Trichacis remulus*, puisque, au moment où l'embryon ne se trouve représenté que par 6 à 8 cellules, l'amnios est déjà bien distinct et forme une couche protoplasmique qui enveloppe l'embryon et renferme deux gros noyaux, placés à côté l'un de l'autre, déjà très différents par leur taille des noyaux embryonnaires. Etant donné cette différenciation avancée, il faut admettre que la détermination de l'amnios s'est faite dès le début, vraisemblablement dès la 1re division de segmentation.

Cet amnios présente une disposition qui s'écarte beaucoup de celle qui est offerte par l'enveloppe typique, à gros noyaux régulièrement distribués du *Synopeas* et des autres Platygasters connus jusqu'ici.

Il est, au contraire, tout à fait comparable à celui que nous avons décrit aux premiers stades du développement de l'*Encyrtus fuscicollis*. La partie de l'amnios où se trouvent logés les noyaux étant beaucoup plus épaisse que celle du pôle opposé, il en résulte que la morula embryonnaire occupe dans l'œuf une position excentrique.

Les noyaux amniotiques augmentant de taille se multiplient ensuite par amitose d'une façon semblable au paranucleus de l'Encyrtus, et les volumineuses masses nucléaires qui en résultent, s'insinuant progressivement dans toute l'étendue, finissent par circonscrire

l'embryon, qui est alors parvenu au stade blastula, ou à un stade plus avancé (fig. 46, 48).

Les noyaux amniotiques, volumineux, mais de tailles et de formes très irrégulières se font alors remarquer par les mêmes caractères que ceux de l'Encyrtus ; ils offrent une affinité très grande pour les substances colorantes et, surtout sur les préparations fraîches obtenues par simple dissection, se colorent plus rapidement et d'une façon plus intense que les cellules embryonnaires. La membrane nucléaire est inconstante et semble souvent absente : outre un reticulum très fin, il existe de grosses granulations de chromatine qui sont souvent assez régulièrement espacées, et, bien que je n'aie pas observé le fait pour le *Trichacis remulus*, on peut admettre, par analogie avec ce que nous observerons chez d'autres types, que ces granulations servent de centres pour des fractionnements multiples de la masse nucléaire.

Au moment de la maturité du kyste et de la mise en liberté de la larve cyclopoïde dans la cavité générale de l'hôte, l'amnios donne naissance par dissociation à des corps arrondis ou ovalaires fort singuliers, auxquels j'ai donné le nom de *pseudogermes*.

Ils ont en effet l'apparence de gemmules : autour d'eux se forme une couche anhiste assez épaisse analogue à un chorion ; des noyaux semblables maintenant à ceux de l'embryon sont groupés à l'intérieur et parfois, lorsque le pseudogerme est d'une certaine taille, ils ont une tendance à se porter à la périphérie, de façon à figurer ainsi une sorte de blastoderme. Ces pseudogermes s'accroissent et se multiplient quelque temps après leur mise en liberté. Ils flottent dans le sang de la larve et on peut, très facilement, en exerçant une légère compression sur cette dernière, les observer par transparence. Les fig. 105, 106, 107, (pl. XXIV) représentent des pseudogermes provenant d'autres espèces de Platygasters (*P. lineatus* et *P. Marchali*), mais tout à fait comparables à ceux du *Trichacis remulus*. Leur présence dans une larve de *Cecidomyia destructor* est un signe certain de celle d'une larve de Trichacis

libérée de son kyste, et ils accompagnent cette dernière d'une façon inévitable.

Les noyaux des pseudogermes se multiplient d'une façon très particulière, et l'on peut voir à certains moments la chromatine de la plupart d'entre eux scindée en longs bâtonnets plus ou moins parallèles dans le même noyau, mais présentant aussi des sinuosités en forme d'U ou de V, de sorte que l'ensemble représente assez bien une écriture hiéroglyphique. Il est probable que l'étude de leur division donnerait des résultats intéressants au point de vue cytologique. La figure 55 (pl. XX) représente un pseudogerme dont les noyaux présentent cet aspect.

Quelle est maintenant la signification de ces pseudogermes? Une hypothèse séduisante serait sans doute de les considérer comme de véritables gemmules; mais je n'ai jamais constaté que des embryons de Trichacis puissent se former à leurs dépens. Ils proviennent d'ailleurs de l'amnios, c'est-à-dire d'éléments rejetés comme ne devant pas participer à la constitution des tissus embryonnaires et c'est bien comme des formations destinées à régresser et à périr qu'ils doivent être considérés. On peut constater, à mesure que la saison s'avance, dans le cours de l'été par exemple, que les pseudogermes deviennent de plus en plus diaphanes et il arrive un moment où l'on ne peut plus guère les distinguer par transparence dans la larve de Cécidomyie; pour qu'ils ne passent pas inaperçus, lorsqu'on ouvre cette dernière sous le microscope, il devient même indispensable de diaphragmer assez fortement : on voit alors immédiatement, si la larve est parasitée par le Trichacis, de nombreuses vésicules représentant les pseudogermes flotter dans le liquide de la préparation. La chromatine des noyaux s'appauvrit peu à peu, de sorte que ces derniers deviennent peu colorables dans le plasma qui les entoure et la chromatine se réduit à de petites granulations ou à un réseau très lâche.

Peut-être ces pseudogermes flottant librement dans la cavité générale de l'hôte sécrètent-ils quelque ferment aidant à la digestion

des tissus de l'hôte par le parasite ; mais ce n'est là qu'une hypothèse à l'appui de laquelle je ne puis avancer aucune observation probante.

DEUXIÈME FORME LARVAIRE ET FIN DU CYCLE.

Je me contenterai, pour ce qui concerne cette question, de renvoyer à mon mémoire sur les Cécidomyies des céréales (1897, p. 89) et à ce qui a été dit antérieurement pour le *Synopeas rhanis* pris comme type des Platygasters.

Développement de l'*Inostemma piricola* Kieffer (pl. XX, XXI et XXII).

INSECTE PARFAIT (pl. XXI, fig. 63).

Les *Inostemma* sont des Platygasters appartenant à la tribu des Inostemmini. Ce qui permet de les distinguer immédiatement, c'est le grand appendice en forme de corne rigide et chitineuse qui prend naissance sur la région dorsale du premier anneau de l'abdomen et qui se recourbe en avant parallèlement au dos de l'Insecte, au-dessus de la tête. Quelle peut être la signification de ce singulier prolongement, *qui n'existe que chez la femelle*, qui est entièrement soudé par sa base à l'abdomen, et qui ne présente d'autres mouvements que ceux qui peuvent lui être transmis par ce dernier ? C'est une question que les auteurs qui se sont occupés dans ces derniers temps de ces Insectes ont laissée sans réponse. Pour en avoir la solution, il suffit pourtant de briser en son milieu la corne d'un Inostemma ; à l'intérieur, on trouve alors les longues pièces chitineuses et filiformes de la tarière (gorgeret et stylets), et si, les saisissant avec une pince, on vient à opérer sur elles, dans un sens ou dans l'autre, une légère traction, on les voit aussitôt émerger à l'extrémité de l'abdomen, ou au contraire rentrer à son intérieur. La corne à laquelle l'Inostemma doit toute l'originalité de sa silhouette n'est donc que l'étui dans lequel il rentre sa tarière. C'est un long diverticule du premier anneau abdominal spécialement adapté pour

loger et abriter le merveilleux outil dont l'Insecte se sert pour déposer ses œufs [1]. Cette curieuse particularité n'est pas restée d'ailleurs entièrement inaperçue jusqu'ici, et, ayant étudié la bibliographie de la question après avoir fait l'observation qui précède, j'ai reconnu que Cuvier y avait fait une courte allusion dans le Règne Animal (Insectes, II, p. 158). Cet auteur rapporte que, suivant les observations de Leclerc de Laval, la corne dorsale du Platygaster de Bosc (*Inostemma Bosci*) est le fourreau de sa tarière. Mais cette observation sur laquelle il ne reste que cette simple phrase de Cuvier est depuis tombée dans l'oubli, et, parmi ceux qui ont repris la question, Nees von Esenbeck est un des rares auteurs qui semble en avoir eu connaissance; encore contredit-il d'une façon formelle l'interprétation de Leclerc de Laval dont il n'a compris ni le sens ni la portée. Voici en effet ce qu'il dit à ce sujet : « Qui usus sit processus tam insignis ab abdomine assurgentis, difficile dictu. Solidus enim est atque continuus, neque propria vi usquam movendus, nec pungit, multoque minus terebræ vagina a me inventa, quæ quidem, ut in reliquis omnibus, analis et tota recondita. »

Lepeletier de Saint-Fargeau (Hym., IV, p. 609) dit aussi : « Dans quelques espèces de Platygastériens (*Inostemma* Hal.), le premier segment de l'abdomen des femelles est armé d'une épine forte et arquée qui remonte jusque sur le thorax et la tête, et que l'on a même regardé comme la tarière. » Forel (1860) pose également la question sans la résoudre : « La corne singulière qui s'élève sur l'abdomen de

[1] Afin de contrôler ces résultats, j'ai mis un Inostemma macérer pendant deux mois dans une solution saturée de chlorate de potasse additionnée de quelques gouttes d'acide chlorhydrique ; en mettant alors l'abdomen ramolli et en partie décoloré de l'Insecte sous le microscope, et en comprimant légèrement sous une lamelle, on peut voir par transparence les pièces de la tarière remonter jusqu'au sommet de la corne dorsale ; il devient en outre relativement facile de les isoler par dissection avec des aiguilles, de telle sorte qu'aucun doute sur la réalité des rapports que j'ai signalés ne peut subsister. Comment les stylets et le gorgeret, qui morphologiquement sont des dépendances des parties sternales des derniers anneaux abdominaux, peuvent-ils se trouver logés dans un prolongement tergal du premier anneau abdominal, c'est ce qu'il paraît difficile d'expliquer. Il y a là une question qu'il y aurait intérêt à résoudre et dont les coupes en série donneraient sans doute la solution. Il me paraît probable qu'un prolongement en doigt de gant, émanant à la base des derniers segments abdomidaux, doit remplir la corne dorsale, pour se dévaginer au moment de la protraction de la tarière.

la femelle et ne fait qu'un avec le segment qui le supporte est-elle, comme on l'a pensé, un fourreau renfermant la tarière de l'insecte ? »

J'explique la présence de cette disposition spéciale destinée à loger la tarière à l'état de repos, par l'extrême longueur de cette dernière, et cette longueur elle-même est nécessitée par les conditions dans lesquelles a lieu la ponte que nous étudierons dans le paragraphe suivant.

L'Inostemma, qui fait l'objet de cette étude, a été décrit d'après mes exemplaires par M. Kieffer (1906) sous le nom de *Inostemma piricola*. Il est parasite de la Cécidomyie des poires (*Diplosis pirivora* Riley) et, autant de fois qu'il me plut de le faire, j'ai observé sa ponte dans les boutons encore fermés des fleurs du Poirier. Mes observations durèrent du 19 au 25 avril de l'année 1901 [1].

C'est dans l'œuf même de la Cécidomyie des poires que l'Inostemma effectue sa ponte; le germe qu'il dépose dans cet œuf n'apporte aucun obstacle à son évolution, qui se déroule sans entrave jusqu'à la fin de la phase larvaire, et c'est dans la larve même de la Cécidomyie que le parasite poursuit son développement.

Avant d'entrer dans des détails au sujet de la ponte du parasite, il ne sera peut-être pas inutile de donner quelques indications au sujet de l'hôte, aux dépens duquel il vit et qui appartient à l'une des espèces les plus nuisibles de nos vergers. La Cécidomyie des poires (*Diplosis pirivora* Riley) est souvent aussi désignée dans les traités sous le nom de *Cecidomyia nigra* Meigen, bien que son identification avec cette espèce de Meigen soit fort incertaine. C'est à la fin de mars ou dans les premiers jours d'avril que ces petits Diptères éclosent. En 1902, je les vis apparaître, pour la première fois, le

[1] Le même Insecte, observé par Schmiedberger dans des conditions identiques, a été décrit par cet auteur sous le nom de « Paradoxe Birn Wespe » ; il a été rapporté ensuite à tort par Westwood à l'espèce *Inostemma Bosci* Jurine. Schmiedberger qui a publié ses observations dans le traité de Kollar, s'est complètement mépris sur le mode de vie de cet Hyménoptère en affirmant qu'il se nourrissait aux dépens des jeunes fruits du Poirier et n'était parasite d'aucun autre Insecte. Voir à ce sujet: Kollar, Naturgeschichte der Schaedlichen Insekten (Wien, 1837), p. 299-303 ; et Westwood, An introduction to the modern classification of Insects, II, p. 170.

28 mars, par une matinée chaude et ensoleillée succédant à un temps pluvieux. Ils volaient en abondance, tournoyant et formant des sortes d'essaims qui évoluaient auprès des poiriers, à une faible distance au-dessus du sol. Vers la même époque, les Cécidomyies firent aussi leur apparition dans mes cages d'élevage.

La ponte du moucheron s'effectue dans les premiers jours d'avril, surtout vers le moment du coucher du soleil. En 1901, qui fut une année à saison printanière tardive, on pouvait encore voir des Cécidomyies pondre le 19 avril. En 1902, la ponte commença le 31 mars et elle était encore active le 5 avril; mais une période froide et pluvieuse interrompit alors mes observations. C'est, en tout cas, dans les boutons de Poirier entièrement fermés que les Cécidomyies déposent leurs œufs. Pour cela, elles se placent sur le bouton qu'elles ont choisi (fig. 63, *c*) et incurvent très fortement leur abdomen, puis insinuent leur très longue tarière entre les sépales et pétales qui sont encore étroitement serrés les uns contre les autres. Les œufs de la Cécidomyie (fig. 57, 58) sont oblongs, d'un blanc jaunâtre, transparents et se prolongent à leur pôle postérieur en un pédicule assez long; ils sont groupés au nombre d'une douzaine en moyenne, de façon à former des petits amas que l'on met en évidence en écartant les éléments du calice et de la corolle (fig. 57, *o*). La teinte et la transparence de ces œufs les rend, en général, peu visibles et il faut une certaine attention pour les découvrir. Ils sont groupés dans un repli de la fleur, ou contre la face interne d'un pétale, ou bien encore sur une anthère, sur un pistil ou sur le receptacle. On rencontre fréquemment plusieurs pontes dans le même bouton de Poirier. Quelques jours après la ponte[1], les œufs éclosent et donnent naissance à des petites larves qui, avant que la fleur ne soit encore épanouie, descendent dans l'ovaire. Sous l'influence de l'irritation qu'elles déterminent, l'ovaire s'accroît rapidement et prend un volume supérieur à celui des fleurs restées indemnes. Dans le courant de mai, les poires attaquées prennent une forme calebassée

[1] La durée de cette période est fort variable suivant la température.

caractéristique. A la fin du mois, elles noircissent par places, et à leur intérieur plus ou moins évidé et décomposé se trouvent les larves blanches de la Cécidomyie, parvenues au terme de leur croissance. Celles-ci, généralement à la suite d'une forte pluie qui vient favoriser leur exode, émigrent à l'extérieur, soit par l'orifice du cœur, soit par des perforations latérales, puis, se laissant choir ou sautant à terre, elles pénètrent dans le sol à une faible profondeur. En 1901, cette émigration se fit en masse, le 30 mai, après un grand orage accompagné d'une pluie diluvienne. Une fois ensevelies, les larves ne tardent pas à se tisser des cocons ovoïdes et formés d'un réseau soyeux agglomérant des granulations terreuses. En septembre, toutes les Cécidomyies sont à l'état de nymphes et elles passent ainsi l'hiver pour n'éclore et sortir de terre qu'au printemps suivant.

Les faits précédents étant connus, nous pouvons maintenant passer à l'étude de la ponte de l'*Inostemma* (pl. XXI, fig. 63[a]). La période de ponte de ce parasite coïncide avec celle de la Cécidomyie et se prolonge un peu au-delà. En 1901, la ponte se continua jusque vers le 25 avril. En 1902, elle commença le 31 mars, en même temps que celle de la Cécidomyie et se prolongea jusque vers le 15 avril. Il est à noter que l'Inostemma, comme la Cécidomyie, ne s'adresse qu'à des boutons de Poirier encore clos et que, si leur ponte s'est prolongée en 1901 jusqu'au 25 avril, c'est que la saison était particulièrement en retard et que le 18 avril avait été précédé d'une longue période froide et pluvieuse. Pendant la journée entière, les Inostemmas sont occupés à pondre et c'est au milieu de l'après-midi qu'on les rencontre en plus grand nombre sur les boutons du Poirier. Comme nous l'avons vu, la Cécidomyie choisit au contraire, de préférence, la fin de la journée pour se livrer au travail de la ponte. La règle, toutefois, n'est pas absolue et il m'est arrivé assez souvent de rencontrer simultanément la Cécidomyie et le parasite pondant sur le même bouquet (fig. 63). L'Inostemma parcourt les corymbes du Poirier et s'arrête pour pondre sur les boutons qui ont été préalablement visités par la Cécidomyie. Il insinue alors obliquement

sa tarière entre les pétales et demeure ainsi dans la même attitude pendant un temps fort long, un quart d'heure, une demi-heure et même davantage. Une posture qu'il affectionne consiste à écarter de la fleur les parties antérieures de son corps de façon à faire avec elle un angle aigu dont le sommet est représenté par l'extrémité de l'abdomen : en même temps, il prend un point d'appui sur la fleur avec ses pattes antérieures, assez fortement tendues (fig. 63[a]). En le regardant à la loupe, on peut voir que parfois la direction de sa tarière se modifie et l'Insecte sonde évidemment la fleur, pour aller à la rencontre des œufs qu'il doit parasiter. Le parasite est tellement absorbé, en ce moment, dans son œuvre que l'on peut cueillir le bouton sur lequel il s'est fixé pour l'observer plus facilement, et il m'est même arrivé de pouvoir écarter le pétale sous lequel il insinuait sa tarière, de façon à découvrir le petit amas d'œufs qu'il était en train de piquer. Je vis alors qu'il piquait successivement les différents œufs qui se trouvaient assemblés et, comme le groupe était, en ce cas, assez considérable, il ne resta pas moins de trois quarts d'heure à opérer sa ponte, sans changer de place.

En usant de l'artifice que je viens d'indiquer, on découvre la tarière dans toute son extension et l'on est alors surpris de la grande longueur qu'elle peut prendre et de la souplesse avec laquelle elle se courbe dans tous les sens. C'est cette longueur extraordinaire de la tarière qui me fit penser que la singulière corne dorsale si caractéristique de l'Inostemma et appartenant en propre à la femelle, était un fourreau destiné à abriter son épée, lorsque, celle-ci ayant rempli son office, l'Hyménoptère voulait la mettre au repos. Nous avons vu que l'observation justifiait cette interprétation.

Il m'est arrivé une fois de rencontrer un petit amas d'œufs de Cécidomyie qui avait été déposé à la surface d'un bouton. La tarière de l'Insecte avait été engagée superficiellement entre les poils qui couvrent le bouton et le Diptère n'avait pu la dégager, de sorte qu'il était resté captif à côté de sa ponte, la tarière en extension complète.

Je profitai de cette circonstance pour tâcher de faire pondre les

Inostemmas dans le paquet d'œufs qui occupait cette position superficielle anormale. Je m'adressai successivement à deux individus distincts et, dans les deux cas, l'Insecte mis en présence de la ponte s'arrêta, palpa fiévreusement avec ses antennes, puis chercha ensuite à faire manœuvrer sa tarière; mais il ne put renoncer à l'instinct de l'insinuer entre les pétales du bouton, et après plusieurs tentatives infructueuses pour trouver des œufs à son intérieur, il déserta la place.

ŒUF DE L'INOSTEMMA

(pl. XX, fig. 56).

L'œuf de ce parasite, examiné avant la ponte dans les organes reproducteurs de l'Insecte, présente la forme d'un petit fuseau dont les deux pôles se continueraient chacun en un prolongement cylindrique et grêle.

Le prolongement antérieur est de beaucoup le plus développé et a près de deux fois la longueur du corps de l'œuf, le prolongement postérieur a une longueur qui est environ 4 fois moindre et se termine par un court filament ayant l'apparence d'une soie.

La vésicule germinative peut facilement être mise en évidence et est voisine du petit prolongement.

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE.

Ce qui frappe tout d'abord dans l'étude du développement de ce parasite, c'est sa localisation constante dans le cerveau de la larve de Cécidomyie.

J'ai observé en 1901 et en 1902 une quantité très grande de larves de *Diplosis pirivora* parasitées par l'Inostemma, aux stades de développement les plus divers, et j'ai toujours constaté la localisation du parasite dans les lobes cérébraux de la larve de Cécidomyie. Il ne s'agit donc pas d'un fait tenant à des conditions spéciales de ponte, pouvant se présenter une fois et non pas une autre, mais d'un fait constant et essentiellement caractéristique du cycle biologique de l'Inostemma. Plusieurs parasites pouvant pondre successivement

dans les mêmes œufs, il n'est pas rare de rencontrer jusqu'à 4 ou 5 œufs d'Inostemma dans le cerveau d'une larve de Cécidomyie. Cette curieuse localisation rend encore plus merveilleuse la précision avec laquelle le parasite pique l'œuf du Diptère; car il faut qu'il pique l'œuf toujours dans la même région, vers le pôle antérieur. Le fait néanmoins paraît s'expliquer assez bien, en admettant, ce qui est assez vraisemblable, que la tarière du parasite suit la même voie que celle qui a été suivie par celle de la Cécidomyie et atteint par suite naturellement l'œuf par son pôle antérieur; ce n'est là toutefois qu'une explication qui ne me satisfait qu'à moitié; car, si l'on considère l'irrégularité avec laquelle les œufs de Cécidomyie sont parfois entassés on se demande par quelle méthode le parasite peut arriver à piquer toujours l'œuf par la même extrémité. Il est encore possible que l'œuf de l'Inostemma puisse être pondu ailleurs que dans le cerveau, mais qu'il ne poursuive son développement que dans le cas où il a été déposé dans cet organe, et disparaisse dans les autres. Ce que nous savons sur les autres Proctotrypides, qui se développent dans la cavité générale ou dans les organes les plus variés des larves de Cécidomyie, rend toutefois cette interprétation bien peu vraisemblable.

Les premiers stades du développement de l'Inostemma ne peuvent être vus nettement par simple transparence dans les œufs ou dans les jeunes larves de la Cécidomyie. La réfringence des éléments dans lesquels sont plongés les œufs du parasite ne permet pas de distinguer leur forme et leur contour, et ce n'est que vers le 25 avril, quelques jours après la descente des jeunes larves de Cécidomyie dans l'ovaire de la fleur, que l'on aperçoit d'une façon encore peu distincte les kystes embryonnaires de l'Inostemma immergés dans la masse du cerveau [1].

[1] La recherche même des larves de la Cécidomyie dans la jeune poire demande à ce moment une attention assez grande ; car, en raison de leur exiguité et surtout de leur très grande transparence, elles passent aisément inaperçues. C'est en faisant avec un scalpel des coupes transversales dans le jeune fruit, de façon à arriver jusqu'au cul de sac terminal que l'on arrive le mieux à les mettre en évidence.

A partir de ce moment, ils deviennent de plus en plus apparents, leurs contours se précisent et dès qu'il devient facile de les examiner par transparence au travers des tissus de la larve de la Cécidomyie, ils forment une masse claire logée dans l'épaisseur du cerveau, ayant assez l'aspect et la réfringence des gros noyaux des glandes salivaires qui se trouvent dans le voisinage et avec lesquels on pourrait les confondre au cours d'un examen superficiel (pl. XXI), fig. 68). Comme pour les autres Insectes, qui ont fixé notre attention dans le cours de ce mémoire, les données obtenues par l'examen direct fait sur les larves vivantes ont été complétées par l'étude des coupes pratiquées d'après les méthodes techniques habituelles.

Les coupes que j'ai faites, sur les œufs mêmes de la Cécidomyie parasités en avril, en raison des difficultés techniques que j'ai rencontrées, ne m'ont fourni que des préparations insuffisantes pour permettre l'étude des œufs du parasite qui se trouvaient inclus à leur intérieur. C'est donc sur les larves elles-mêmes de la Cécidomyie, encore toutes jeunes (début de mai 1901), qu'ont porté mes premières observations sur le développement embryonnaire. Malgré cette lacune, comme les Inostemmas continuent à pondre tardivement, tant qu'il y a encore des œufs de Cécidomyie non éclos dans les boutons des Poiriers (jusqu'au 25 avril au moins en 1901), et comme d'autre part la succession des premiers stades ne se déroule que d'une façon très lente chez ce parasite, j'ai pu observer des stades très précoces. Le degré de développement de l'Inostemma est même si peu avancé, dans les jeunes larves de *Diplosis pirivora*, que je considère comme très vraisemblable que l'œuf du parasite reste presque à l'état de repos tant que l'œuf de la Cécidomyie dans lequel il se trouve n'est pas éclos et tant que la larve de l'hôte n'est pas descendue dans l'ovaire de la fleur.

C'est en tout cas la conclusion à laquelle me paraît conduire l'examen de la figure 59 (pl. XX), qui correspond au plus jeune stade observé pour le développement de l'Inostemma. L'œuf du parasite ne présente encore que deux noyaux. L'un entouré d'une zone claire

est vraisemblablement destiné à donner les noyaux embryonnaires, tandis que le second constituera les noyaux amniotiques. L'amnios commence donc à s'individualiser d'une façon très précoce et dès la première division.

Par multiplication du premier noyau embryonnaire, il se constitue ensuite une petite morula qui peut présenter 15 à 20 noyaux sur les coupes (pl. XX, fig. 60, 61). L'amnios de son côté, très nettement individualisé, circonscrit la morula et se présente sous la forme d'un anneau beaucoup plus large sur une partie de sa périphérie que sur l'autre; c'est dans cette partie élargie en forme de long croissant que se trouvent disséminés les gros noyaux amniotiques (type *paranucleus*) de taille et de forme irrégulière (*na*). La morula se creuse ensuite d'une cavité centrale (fig. 62, 68); mais je n'ai pas rencontré, même dans les stades jeunes, de blastulas bien régulières; toujours un côté du blastoderme m'est apparu plus épais que l'autre et comportant alors des cellules plus hautes ou plus d'un rang de cellules; il semble donc que, par suite d'une abréviation des phénomènes embryogéniques, les côtés ventral et dorsal de l'embryon sont déjà indiqués au moment de la formation de la cavité de segmentation.

Le reste du développement se poursuit comme chez le *Synopeas*. Ce type est toutefois moins favorable pour étudier l'invagination dorsale donnant l'intestin moyen. Elle se forme en effet d'une façon précoce et se ferme ensuite rapidement; au moment de sa formation, sa cavité est très resserrée et ne communique que par un étroit passage avec le fond du sillon du hile, ce dernier lui-même se présentant sous la forme d'une fente étroite et profonde.

RAPPORTS DU PARASITE AVEC L'HÔTE ET RÉACTIONS SUR LES TISSUS DE CE DERNIER.

La localisation de l'Inostemma dans le cerveau de la larve de la Cécidomyie ne va pas sans entraîner des déformations et des altérations de cet organe.

Dès le milieu de mai, on peut constater que les lobes cérébraux des larves parasitées sont gonflés par la présence des parasites. Le plus

souvent ces derniers sont rejetés vers la partie postérieure des lobes cérébraux, et ceux-ci se prolongent alors en arrière plus loin que de coutume (pl. XX, fig. 61).

Les œufs du parasite sont d'abord séparés de la cavité générale par une couche épaisse de substance cérébrale ; mais à mesure qu'ils grossissent, cette couche diminue d'épaisseur de telle sorte que chaque parasite finit par être logé dans une sorte de kyste dont la paroi se continue avec la substance cérébrale. Lorsque le développement est assez avancé, vers le 15 juin par exemple, c'est-à-dire après l'abandon des poires par les larves du Diptère, l'aspect du système nerveux d'une larve de Cécidomyie attaquée par l'Inostemma est des plus curieux ; au cerveau se trouvent appendus les kystes du parasite, qui ont la forme de ballons volumineux et dans lesquels se trouvent les embryons ou les larves primaires complètement développées.

Il n'est pas rare, ainsi que le montre la figure 64 (pl. XXI), de trouver quatre ou cinq kystes annexés ainsi au cerveau d'une larve de Cécidomyie, deux ou trois dans chaque lobe cérébral. La figure 65 très analogue se rapporte à un Inostemma parasite de la Cécidomyie de la Vigne et dont il sera question plus loin.

Les réactions que détermine la présence du parasite sur les éléments histologiques de l'hôte se manifestent dès les premiers stades de la segmentation. Sur la figure 59, correspondant à un œuf au stade deux noyaux, rien ne révèle pourtant encore une altération spéciale, et tous les éléments de la substance cérébrale qui entourent l'œuf présentent le même aspect. Il n'en est plus de même pour les stades suivants représentés sur les figures 60, 61, 62 où l'on peut voir que, autour des œufs parasites, quelques noyaux (*nk*) ont pris une taille notablement au-dessus de la moyenne. Il est à noter que ces noyaux font partie de la substance cérébrale au même titre que les autres : rien ne semble autoriser à les considérer comme ayant une origine différente de ceux qui les entourent, et comme étant par exemple des amibocytes émigrés à l'intérieur du cerveau. Aux stades suivants, les réactions dont il vient d'être question s'accentuent encore, et

quelques noyaux (pl. XXI, fig. 69, *nk*) peuvent atteindre une taille très volumineuse. Toutefois leur multiplication n'est jamais très intense, et il ne se forme pas autour d'eux de cellules géantes. Nous sommes donc en présence de réactions qui offrent une grande analogie avec celles qui sont provoquées par le *Trichacis remulus* sur la chaîne nerveuse ventrale de la Cécidomyie destructive, mais qui présentent pourtant un degré d'intensité notablement moindre; en outre elles intéressent la substance nerveuse elle-même d'une façon directe, tandis que pour le *Trichacis remulus* ce sont surtout les éléments conjonctifs formant la gaine enveloppante du système nerveux qui réagissent.

LARVE CYCLOPOÏDE.

Pour observer les larves primaires de l'Inostemma, on devra récolter les poires attaquées vers la fin de mai, lorsqu'elles contiennent encore les larves de la Cécidomyie arrivées au terme de leur croissance, puis on les mettra sur du sable humide, dans lequel les larves pénétreront et où l'on devra les rechercher, à mesure qu'on en aura besoin. Pour en avoir un lot facilement accessible, il sera bon de prendre dans des poires contaminées un certain nombre de larves vers la fin de mai, et de les mettre dans de la mousse humide. Elles se conserveront ainsi assez longtemps et elles seront plus à la portée pour l'étude que les larves qui ont pénétré dans la terre ou dans le sable, et que l'on gardera en réserve pour l'étude des stades avancés, et pour l'hivernation. C'est vers le 15 juin que l'on pourra constater dans les kystes cérébraux des larves de *Diplosis pirivora* la présence des larves primaires entièrement développées (fig. 64, 65 et 67). Elles offrent la forme connue des larves de Platygaster. Ce qui les caractérise et permet de les distinguer de leurs congénères, c'est la forme de leur partie caudale qui représente une sorte de forceps. Les deux branches de ce forceps se terminent à leur extrémité libre en un crochet mousse incurvé en dedans, et présentent sur le bord interne une série de dentelures aiguës assez irrégulièrement disposées. En

dessous de la bouche, dont la situation est franchement ventrale, se trouvent 6 tubercules dentiformes, fortement chitinisés et colorés en jaune testacé foncé comme les grands crochets mandibulaires. Ils sont disposés en deux rangées transversales de trois tubercules chacune, et ceux de la rangée inférieure sont beaucoup plus rapprochés les uns des autres que ceux de la rangée supérieure ; le tubercule central de la rangée inférieure est double et est formé de deux pointes superposées. En nous reportant à la larve du *Synopeas rhanis*, nous considérerons le tubercule médian de la rangée supérieure comme correspondant à la lèvre inférieure ($m\,x^2$) et les deux latéraux de la même rangée comme représentant les maxilles de la première paire (mx^1) ; quant aux trois tubercules rapprochés de la rangée inférieure, ils seront assimilés à la *ligula*. Notons encore la disposition particulière des appendices pédiformes (pattes thoraciques), qui se continuent avec un repli sinueux des parties latéro-inférieures du thorax ; signalons enfin la segmentation très indistincte de la partie terminale de l'abdomen, et la continuation insensible de sa base avec le céphalothorax, si bien que ce dernier apparaît ici comme segmenté ventralement dans sa région postérieure, et nous aurons donné la caractéristique générale de la larve cyclopoïde de l'Inostemma. Pour les autres détails, la figure 67 nous dispensera d'une plus longue description.

LIBÉRATION DES LARVES PRIMAIRES. — LARVE INTERMÉDIAIRE ET STADES ULTÉRIEURS

(Pl. XXII, fig. 70 et 71)

Dans la première moitié de juillet, beaucoup d'Inostemmas sont encore au stade enkysté ; mais il y en a aussi un certain nombre qui ont rompu leurs kystes et qui sont libres dans la cavité générale de la Cécidomyie ; à partir de cette époque, les larves, encore contenues dans des kystes cérébraux, deviennent de plus en plus rares, et, vers la fin de juillet ou le commencement d'août, on ne trouve plus que des larves libres dans la cavité générale.

Très peu de temps après leur libération, les larves primaires se déforment et se gonflent de façon à devenir utriculiformes (fig. 70 et 71). Elles sont toujours aisément reconnaissables au bouclier céphalothoracique avec ses grands crochets mandibulaires, qui coiffent la partie antérieure du corps, et à l'appendice caudal bifurqué.

Les appendices pédiformes (*pa*) sont rejetés latéralement par suite du gonflement de la larve. Il faut noter aussi deux arcs chitineux et jaunes (fig. 70, *ac*) à concavité postérieure et placés de chaque côté du bouclier dorsal du céphalothorax; ces arcs existent d'ailleurs dans la larve primaire, mais sont moins apparents; ils me paraissent correspondre à l'insertion des muscles des appendices pédiformes.

Enfin nous retrouvons toutes les autres particularités que nous avons constatées au même stade chez les Synopeas. Lorsque la larve est suffisamment évoluée, la glande salivaire (*gs*) peut se distinguer assez bien par transparence.

2e *Forme larvaire*. — En août, les parasites passent au moyen d'une mue à la deuxième forme larvaire ; celle-ci lorsqu'elle est complètement développée présente une annellation bien distincte et de très petits crochets mandibulaires (3e forme larvaire de Ganin) : elle ne remplit qu'imparfaitement la peau larvaire de la Cécidomyie; celle-ci, réduite à la cuticule épaissie, est tendue et rigide, formant une sorte de petit barillet transparent ; à l'intérieur de ce barillet, on voit la larve parasite blanche et ovalaire, et, contre elle, la mue de la larve intermédiaire bien reconnaissable à ses grands crochets mandibulaires et aux deux demi-cercles chitineux.

Vers l'extrémité postérieure, on voit en outre généralement un amas de substance non consommé par la larve parasite ou évacué par elle, qui rend cette partie blanche et opaque tandis que le reste du barillet est transparent. Le tout est, bien entendu, logé dans le petit cocon soyeux dans lequel la larve de Cécidomyie s'est enfermée après son émigration souterraine.

Nymphe. — La nymphose s'effectue dans le cours du mois d'août et vers le 20 août on peut trouver, au lieu de la larve secondaire et

exactement dans les mêmes rapports que ceux que je viens de décrire, la nymphe de l'Inostemma.

La corne dorsale des femelles offre son développement complet et leur identification est dès lors des plus faciles.

A côté de la nymphe du parasite, se trouve toujours à l'intérieur du barillet formé par la cuticule indurée de l'hôte, la mue de la larve intermédiaire, qui par sa présence atteste qu'aucune erreur n'a pu se glisser dans l'attribution à l'Inostemma de tous les stades qui précèdent.

Terminaison du cycle. — Dès la première moitié de septembre, en ouvrant les coques de *Diplosis pirivora* que l'on a conservées en réserve dans le sable ou dans la terre [1], on trouve déjà à leur intérieur, soit des Inostemmas tout formés et chitinisés, soit des nymphes dans un état de développement avancé. Les rapports dans lesquels ils se trouvent sont d'ailleurs les mêmes que ceux qui ont été précédemment décrits.

L'Inostemma complètement développé ne remplit pas la cuticule de la Cécidomyie ; il est visible par transparence au travers de cette dernière et en arrière se trouve un petit espace rempli d'air et d'une petite masse blanche qui représente sans doute le contenu du sac gastrique évacué par la larve avant sa nymphose.

Jamais je n'ai rencontré plus d'un Inostemma ou plus d'une nymphe d'Inostemma dans une même coque de Cécidomyie. Les larves qui sont envahies par un trop grand nombre de parasites doivent évidemment périr ; en outre, il est très probable qu'une lutte s'engage entre les larves d'Inostemmas habitant un même hôte, lutte dans laquelle périssent celles qui sont le moins avancées dans leur développement.

L'observation suivante vient à l'appui de cette manière de voir. Le 12 mars 1902, j'ai observé, dans une coque de Cécidomyie ayant hiverné, une larve de ce Diptère, larve qui, par conséquent,

1 La façon la plus rapide de rechercher les coques consiste à mettre la terre dans laquelle elles se trouvent dans un sac de mousseline, et à laver ensuite cette terre sous un courant d'eau ; lorsque la terre a été entraînée, il reste au fond du sac un mélange formé de cailloux et de coques de Cécidomyies ; il devient alors facile d'isoler ces dernières.

était très en retard sur ses congénères, puisque la Cécidomyie des poires passe l'hiver à l'état de nymphe. Cette larve était d'ailleurs bien vivante et légèrement mobile. A l'intérieur, je vis par transparence deux dépouilles de larves primaires de l'Inostemma ; la larve qui les contenait ayant été ouverte, je pus les examiner et constater qu'il n'y avait pas d'autres parasites : les deux dépouilles appartenaient à des Inostemmas de taille égale. Le fait qui précède paraît s'expliquer naturellement par l'existence éventuelle d'une lutte entre les différentes larves de Platygasters qui peuvent cohabiter dans un même hôte, lutte qui est habituellement mortelle pour tous les parasites à l'exception d'un seul, mais qui dans le cas dont il s'agit, avait été fatale pour les deux parasites.

Il est à noter qu'en septembre les mâles paraissent en général plus avancés que les femelles ; leur taille est en moyenne inférieure à celle de ces dernières. Les cocons dans lesquels se développent les parasites peuvent être de tailles très différentes. Les gros cocons ont la taille normale des cocons non parasités et sont probablement ceux dont les larves n'ont été attaquées que faiblement, par un seul Inostemma par exemple, tandis que les petits qui sont très nombreux doivent être ceux qui ont été attaqués par plusieurs.

Les Inostemmas sont assez complètement développés au mois de septembre, pour que, lorsque l'on a ouvert la coque dans laquelle ils se trouvent emprisonnés, on les voie souvent se mettre en mouvement ; mais jamais à cette époque ils ne sortent spontanément de la coque qui les abrite, et c'est dans ces conditions qu'ils passeront sous terre tout l'hiver, pour ne sortir qu'aux premiers jours d'avril de l'année suivante.

Développement de l'*Inostemma sp.* de *Cecidomyia œnophila.*

Bien que je n'aie pas observé l'Insecte parfait de ce parasite de la Cécidomyie de la Vigne[1], je crois pouvoir le rapporter au genre Inos-

[1] Voir page 591 les indications utiles sur la Cécidomyie de la Vigne qui a servi pour cette étude.

temma, à cause de sa forme larvaire cyclopoïde et de sa localisation dans le cerveau, tout à fait comparables à celles de l'*Inostemma piricola*.

La figure 65 représente deux grands kystes d'*Inostemma sp.*, développés dans chaque lobe cérébral et formant deux énormes ballons appendus au cerveau. On voit que la larve, observée à la fin de juillet, est très semblable sinon identique à celle d'*Inostemma piricola*.

Développement du *Platygaster ornatus* Kieffer [1]
(Pl. XXII et XXIII).

C'est avec le *Synopeas rhanis* le parasite le plus commun de *Cecidomyia* (*Perrisia*) *ulmariæ* [2].

Les caractères particuliers de son amnios et de son kyste adventice, l'absence de forme larvaire cyclopoïde, donnent à l'étude de son développement un intérêt tout spécial, et le type évolutif qu'il présente, nettement distinct de celui du Synopeas doit retenir notre attention.

Il éclot dans le courant de mai et au commencement de juin ; quelques individus en avance peuvent éclore à la fin d'avril. Peut-être y a-t-il une deuxième génération partielle, mais dans la majorité des cas, le cycle est annuel.

ŒUF AVANT LA PONTE
(pl. XXII, fig. 72).

Les œufs du *Platygaster ornatus* se font remarquer par leur quantité innombrable ; ils parsèment comme des spores le champ de la préparation lorsque l'on a dilacéré sous le microscope un abdomen

1 Dans un travail antérieur (1900), j'ai désigné le même Insecte sous le nom de *Polygnotus niger* (Nees). M. Kieffer (1906) a reconnu qu'il s'agissait en réalité d'une espèce nouvelle et très distincte. D'après Kieffer, le genre *Polygnotus* tel que le comprend Ashmead ne répond nullement au vrai genre *Polygnotus* de Forster. *Polygnotus* Ashmead peut tout au plus être considéré comme une subdivision de *Platygaster* Forster. Les Polygnotus d'Ashmead sont des Platygasters présentant des sillons parapsidaux.

2 Voir page 502 ce qui a été dit au sujet de cette Cécidomyie.

du Platygaster femelle. A l'intérieur du corps de l'Insecte ils sont pressés les uns contre les autres et bourrent les deux ovaires qui sont en forme de sacs vésiculaires. La taille des œufs est extrêmement petite (49 μ); leur contour est très réfringent; ils sont ovoïdes, légèrement prolongés en forme de mamelons à chaque pôle, ce qui leur donne un peu l'aspect de citrons allongés ou de navicelles. De l'un des pôles (pôle postérieur) part un grêle prolongement flagelliforme très diaphane et que l'on n'aperçoit avec netteté qu'en diaphragmant assez fortement; à l'intérieur de l'œuf se trouve un noyau bien visible, même sans coloration.

DÉVELOPPEMENT DE L'OEUF APRÈS LA PONTE.

Je n'ai pas observé directement la ponte du *Platygaster ornatus*; mais je puis pourtant avancer qu'il pond comme le *Synopeas rhanis* dans les larves encore toutes jeunes de la Cécidomyie de l'Ulmaire et que cette ponte a lieu dès la fin de mai. Dans les mêmes larves qui hébergent l'œuf du Synopeas, on rencontre en effet souvent aussi vers la fin de mai d'autres petits œufs qui sont précisément ceux que nous venons de décrire et que nous connaissons maintenant comme étant ceux du *Platygaster ornatus*. Très réfringents, ils se voient facilement par tranparence à l'intérieur des larves vivantes de la Cécidomyie et sont toujours placés dans la cavité générale de ces larves ; ils ne présentent d'abord à leur intérieur aucun détail visible; puis ils grossissent un peu, se gonflent et deviennent plus régulièrement ovoïdes, en même temps que les mamelons qui terminent leurs extrémités deviennent moins accentués. On distingue alors à leur intérieur deux noyaux (fig. 73), dont l'un plus gros que l'autre, qui se colorent en rose par le carmin.

Au stade le plus rapproché du précédent qu'il m'a ensuite été donné d'observer[1], la membrane de l'œuf, distendue, s'est amincie

[1] Ce n'est pas sur le parasite de la Cécidomyie de l'Ulmaire que j'ai observé ce stade, mais sur une espèce extrêmement voisine que nous étudierons plus tard et qui, parasite de *C. œnophila*, présente un développement de tous points superposable à celui de l'espèce qui nous occupe.

et est devenue très hyaline ; on voit encore néanmoins aux deux extrémités un épaississement, dont l'un est nettement mamelonné (pl. XXIII, fig. 90). L'œuf a encore une forme ovoïde et autour de lui il n'y a aucun kyste adventice, A son intérieur, il y a huit noyaux dont l'un (*na*) est distinctement plus grand que les autres, mais sans présenter aucune différence de structure notable et sans que ce noyau soit plus écarté de ses congénères que ceux-ci ne le sont entre eux. C'est un noyau ayant, semble-t-il, la même origine que ses voisins, qui s'est séparé à un stade de la segmentation antérieur au stade 8, et qui commence seulement à se différencier dans un sens particulier. C'est un *paranucleus* qui est la première ébauche de l'amnios, tandis que les autres noyaux sont les noyaux embryonnaires.

Il est intéressant de faire remarquer l'étroite ressemblance qui existe entre ce stade et les premières phases du développement de l'*Encyrtus fuscicollis*. La similitude est complète et elle se poursuit encore aux stades qui succèdent au précédent, ainsi qu'il sera facile d'en juger par la description suivante : L'œuf devient ovoïde (pl. XXII, fig. 74 et pl. XXIII, fig. 91) ; le chorion est alors disparu, ou s'est réduit à une mince membrane ; à l'intérieur, il y a une douzaine de noyaux, dont l'un (*na*) volumineux, le paranucléus, qui est maintenant très nettement différencié ; il présente un diamètre quatre ou cinq fois supérieur à celui des autres, offre un aspect allongé, généralement plus ou moins réniforme ou en croissant, à concavité tournée vers le centre ; il se trouve en outre placé un peu à l'écart du groupe formé par les noyaux embryonnaires. Sur les préparations *in toto*, mais mieux encore sur les coupes, on constate que sa structure est différente de celle des noyaux embryonnaires. La membrane nucléaire est absente ou peu distincte ; à son intérieur se trouvent de grosses granulations assez régulièrement espacées, qui sont plongées dans une substance très finement réticulée. Tout le paranucléus présente une remarquable affinité pour les substances colorantes (carmin, hématoxyline, etc.) et se teinte souvent d'une façon beaucoup plus vive que les noyaux embryonnaires.

Ces derniers sont régulièrement arrondis, à contours bien distincts; ils contiennent quelques nucléoles et un reticulum lâche et peu fourni. Ils sont plongés dans une substance plasmatique très peu abondante, qui s'isole graduellement de celle qui entoure le paranucléus, de façon à former une petite morula.

Un fait remarquable en outre est que l'œuf de notre parasite a provoqué autour de lui, sur les tissus de l'hôte, une réaction remarquable qui a eu pour résultat la constitution d'un kyste adventice (*k*) de nature très particulière.

Pour bien se rendre compte de la conformation générale de ce kyste, ce n'est pas aux coupes qu'il faut tout d'abord recourir ; il convient simplement d'ouvrir dans l'eau faiblement osmiquée de jeunes larves de Cécidomyie parasitées; on achève ensuite la fixation par les vapeurs d'acide osmique, et l'on colore lentement par le picro-carmin. Sur des préparations ainsi obtenues, les viscères de la Cécidomyie font hernie à l'extérieur, et l'œuf du Platygaster entouré de son kyste est mis en évidence, nettement isolé de tous les organes appartenant à l'hôte (fig. 74). Le kyste fait en ce moment avec l'œuf un tout si complet, les éléments de cette enveloppe sont si différents par leur taille de ceux de l'hôte et leurs caractères se rapprochent à un si haut degré de ceux qui sont présentés par l'amnios chez beaucoup de Platygasters, que j'avais d'abord pensé qu'il s'agissait d'une membrane analogue aux amnios, d'une sorte d'examnios dérivé de l'œuf lui-même.

Très souvent le kyste qui entoure l'œuf est fixé par une partie rétrécie en forme de pédicule, contre un organe de la Cécidomyie, par exemple contre une glande salivaire et le tout pend librement, comme une petite masse piriforme, dans la cavité générale (fig. 76). Il est bien possible d'ailleurs, que, lorsque les kystes paraissent libres, c'est qu'il y a eu rupture des adhérences contractées avec les tissus de l'hôte.

Le kyste adventice est formé d'une couche protoplasmique continue, qui est amincie vers le pôle non adhérent et qui est au contraire

très épaisse vers la partie fixée ; il résulte de cette disposition que la cavité qui est circonscrite par le kyste et dans laquelle l'œuf proprement dit se trouve inclus, occupe une situation excentrique. Du côté de la portion épaisse du kyste, c'est-à-dire du côté de son point d'attache, se trouvent plongés dans le protoplasma un ou plusieurs gros noyaux (*nk*) qui ont la structure des noyaux du tissu conjonctif. Ils se colorent en rose vif et franc par le picrocarmin, au lieu de se colorer en rose jaunâtre comme le paranucléus. Ils ont d'ailleurs une membrane nettement distincte, et sur les coupes on voit qu'ils présentent un réticulum typique avec grosses granulations de chromatine. Les coupes (pl. XXIII, fig. 85 et 86) montrent en outre que ce kyste appartient d'une façon évidente aux tissus ambiants de l'hôte, avec lesquels il se confondrait sans la taille exagérée de ses noyaux, tandis qu'il est au contraire entièrement distinct de l'œuf qui est limité par un contour très accentué et qui flotte librement dans la cavité qui le circonscrit sans la remplir d'une facon complète. Bien que je n'aie pu saisir sur le fait même la formation du kyste aux dépens des éléments conjonctifs de l'hôte, les caractères qu'il présente sur les coupes ne peuvent permettre de douter qu'il ait une telle origine, et, de plus, le rapprochement des faits dont il s'agit actuellement avec ce que nous avons observé au sujet des réactions déterminées sur l'hôte par certains parasites tels que le Platygaster de *Cecidomyia œnophila* (fig. 92, 93, *nk*), le *Trichacis remulus*, l'*Inostemma*, l'*Encyrtus fuscicollis*, suffit entièrement pour faire considérer cette interprétation comme justement fondée, et pour faire abandonner l'hypothèse d'un examnios. Dans le cas qui nous occupe, on peut considérer le kyste comme formé par des amibocytes ou par des éléments mésodermiques ayant perdu, d'une façon plus ou moins complète, leurs connexions avec les éléments voisins. Ces éléments ont englobé l'œuf du parasite en se comportant d'une façon analogue à des phagocytes ; mais l'œuf a résisté à leur attaque et de la réaction qu'il a déterminée sur les cellules ambiantes est résultée l'hypertrophie de ces dernières et la formation de ces

noyaux géants qui augmenteront encore dans les stades qui vont suivre.

Pour faciliter la description, et bien qu'il s'agisse de processus à évolution simultanée et parallèle, nous diviserons la suite du développement en deux parties, la première concernant uniquement l'embryon et la seconde concernant l'amnios et le kyste adventice.

1° EMBRYON.

Nous l'avons laissé à l'état d'une petite morula imparfaitement délimitée. A un stade ultérieur, les noyaux embryonnaires se groupent à la périphérie de la masse de protoplasma qu'ils occupent et une petite blastula présentant à son centre une minime cavité de segmentation se trouve formée (pl. XXII, fig. 76). La plus petite blastula que l'on puisse observer présente sur la coupe huit cellules disposées radialement autour de la cavité de segmentation. Ces cellules sont légèrement allongées dans le sens radial, et séparées au dehors par des échancrures profondes donnant au contour de la blastula un aspect crénelé. Presque toute la cellule est du reste occupée par le noyau, le protoplasma étant encore à ce stade très peu abondant.

Le nombre des cellules de la blastula augmente ensuite graduellement et elles deviennent en même temps plus hautes. La figure 76 représente une blastula présentant une douzaine de cellules sur la coupe optique. La cavité de segmentation est vide; à peine y trouve-t-on quelques granulations; il n'y a rien qui corresponde à la masse vitteloïde vacuolaire et réticulée des Synopeas et il est impossible d'admettre l'existence d'un vitellus même rudimentaire.

Lorsque le nombre des cellules a atteint une trentaine sur la coupe optique, le maximum auquel la blastula formée d'une seule rangée de cellules puisse parvenir peut être considéré comme atteint (fig. 77, 78); en même temps que se fait cette multiplication, le volume de la cavité de segmentation augmente de plus en plus par rapport au volume total ; cette cavité, sur les coupes ou en coupe optique, et après l'action des réactifs, continue à apparaître comme

à peu près vide et n'est guère traversée que par quelques traînées granuleuses; au contraire, lorsqu'on l'examine sur l'œuf vivant, dans la larve de Cécidomyie et par transparence (fig. 75), on voit dans cette cavité une masse jaunâtre, homogène, irrégulière, à angles arrondis. Cette cavité ne renferme, en tout cas, aucun élément figuré, ni même rien qui puisse, comme chez le Synopeas, en donner l'illusion.

Après le stade qui précède, les cellules de la blastula continuent à proliférer, mais en se multipliant non plus seulement dans le sens tangentiel, mais encore dans le sens radial. Les cellules qui se forment ainsi ne peuvent pas émigrer et tomber dans la cavité de segmentation; car elles sont retenues par une sorte de zone cuticulaire assez forte qui borde intérieurement l'épithélium de la blastula. Il en résulte que la cavité de segmentation s'entoure de deux, puis de plusieurs assises de cellules superposées. Cette multiplication des cellules toutefois n'est pas égale partout; elle commence à se produire du côté qui deviendra le côté ventral de l'embryon et s'étend graduellement vers la périphérie, mais en restant beaucoup plus intense du côté ventral qui devient ainsi notablement plus épais.

Bientôt la forme de l'embryon se dessine d'une façon tout à fait comparable à celle que nous avons observée chez le *Synopeas* (fig. 79 et 80). Il prend un contour ellipsoïdal. Un sillon circulaire (fig. 80 et 80[a], *gp*), apparaissant suivant un méridien, indique l'axe median de la face ventrale; il part d'une dépression triangulaire antérieure (*b*) qui est la première ébauche de la bouche, et se prolonge en arrière en contournant le pôle postérieur, de façon à circonscrire la masse embryonnaire dans la plus grande partie de son contour.

C'est au niveau de ce sillon que l'on doit regarder comme une gouttière germinative rudimentaire, que se forme la prolifération la plus active des cellules.

D'une façon simultanée, se forme du côté opposé de l'embryon, sur la partie qui n'est pas intéressée par le sillon précédent, un autre sillon transversal (*sd*) et par conséquent disposé en croix par rapport

au premier; ce sillon constitue une sorte de hile qui donne à l'embryon vu de profil un aspect réniforme (fig. 80 et 80[a], *sd*).

Tout le blastoderme, par suite de l'absence du vitellus, concourant chez le parasite que nous étudions à la formation de l'embryon[1], il en résulte que ce dernier est tellement cambré en arrière sur lui-même que le capuchon céphalique arrive en contact avec le capuchon caudal; c'est au niveau où a lieu ce contact que se creuse le hile dont il vient d'être question (fig. 79 et 80, *sd*).

A ce moment l'embryon présente l'aspect d'un ovoïde aplati latéralement, ou plutôt d'une fève assez épaisse; le hile de cette dernière représente celui de l'embryon; sur le bord convexe de la fève et un peu en dehors de l'une de ses extrémités, se trouve la dépression buccale qui est surmontée du renflement céphalique (*ce*). Enfin, tout le long de ce bord et partant de la dépression buccale, court la gouttière germinative qui contourne l'extrémité inférieure pour parcourir encore le bord opposé jusque dans le voisinage du hile[2].

Lorsque l'embryon offre la forme précédemment décrite, la cavité centrale destinée à devenir l'entéron (*ent*), présente une forme allongée, suivant le grand axe embryonnaire et les cellules qui l'entourent se différencient en s'allongeant légèrement dans le sens de la hauteur, de façon à constituer l'endoderme, qui paraît ainsi s'être séparé par simple délamination. La dissemblance très grande qui existe entre ce processus et celui que j'ai signalé chez le *Synopeas*, me porte toute-

[1] Abstraction faite des éléments amniotiques.

[2] Pour se rendre compte de tous ces détails, il ne faut évidemment pas se contenter d'une seule préparation ; il faut en faire un grand nombre, ce qui exige beaucoup de temps ; car ce stade ne se rencontre pas d'une façon très fréquente ; de plus, lorsqu'on a trouvé un embryon au stade voulu, il faut l'examiner sur ses différentes faces, et, pour cela, faire rouler l'œuf sous la lamelle couvre-objet, jusqu'à ce qu'il occupe la position désirée ; en admettant qu'une rupture ne se produise pas pendant cette délicate manipulation, il arrive encore souvent que, lorsque l'embryon se trouve dans la position voulue, il est plus ou moins masqué ou obscurci par les masses paraembryonnaires. On a donc de grandes chances d'attendre fort longtemps avant d'obtenir une préparation tout à fait satisfaisante et bien orientée qui vous permette de reconnaître la forme exacte de l'embryon. Il ne faut pas d'ailleurs compter sur les coupes, pour se rendre compte de la forme des embryons, à cause de l'impossibilité où l'on se trouve d'orienter ces derniers.

fois à conserver encore quelque doute sur l'origine réelle de la cavité de l'entéron. Bien que toutes les apparences soient en faveur de l'opinion d'après laquelle elle devrait correspondre à la cavité de segmentation primitive, il n'est pas impossible pourtant que nous nous trouvions encore ici en présence d'un processus semblable à celui que nous avons rencontré chez le *Synopeas*, mais que, dans le cas actuel, l'invagination dorsale du hile qui donne naissance à l'intestin moyen se fasse d'une façon très précoce et très rapide, de telle sorte qu'elle soit difficilement observable. Tout ce que je puis dire, c'est donc que, d'après les préparations que j'ai eues sous les yeux, tout semble se passer comme si l'endoderme (épithélium de l'intestin moyen) se séparait par délamination et comme si la cavité de l'entéron était formée par la cavité de segmentation primitive.

En tout cas, la cavité de l'entéron, quelle que soit son origine, se met en rapport avec la dépression buccale, non pas par une invagination stomodéale proprement dite, mais de la façon suivante : il se produit un écartement des cellules à ce niveau et cet écartement progresse du dedans vers le dehors, partant de la cavité centrale pour aboutir à la fine cuticule qui tapisse le fond de la dépression buccale; le large canal ainsi formé reste obstrué par une substance amorphe d'aspect cuticulaire à la surface externe, faiblement colorable par les réactifs et se prolongeant à l'intérieur en un bouchon de même nature irrégulièrement lacéré qui pend librement dans l'intérieur de l'entéron. Ce bouchon homogène et dense du côté buccal devient lâche et granuleux du côté interne (pl. XXIII, fig.87). Il persistera jusqu'à la dernière période du développement embryonnaire.

L'endoderme (épithélium de l'entéron) se différencie ensuite d'une façon progressive (pl. XXII, fig. 81 ; pl. XXIII, fig. 82, 87, 88) : Ses cellules deviennent plus volumineuses que les autres; elles offrent à leur intérieur de gros noyaux, elles sont cylindriques, bombant légèrement du côté externe. Un véritable sac gastrique se trouve ainsi constitué qui, sans le bouchon de substance amorphe du stomodœum, communiquerait largement avec l'extérieur et qui

est suspendu librement dans la cavité du corps. La paroi même du corps, qui circonscrit la cavité précédente, peut être assimilée à un ecto-mésoderme dans lequel les deux feuillets ectodermique et mésodermique ne sont pas encore différenciés. Cette paroi présente sa plus grande épaisseur sur la face ventrale et en arrière de l'embryon; son épaisseur décroît assez rapidement sur les parties latérales, et elle devient très mince, réduite à une seule rangée de cellules aplaties dans la région dorsale au niveau du hile. Sur une coupe sagittale, les cellules de cette couche ecto-mésodermique forment du côté ventral une bande épaisse partant de la bouche et qui, parvenue à la partie postérieure, se replie en arrière ; c'est là qu'elle acquiert la plus grande épaisseur; puis elle remonte du côté opposé pour constituer la région caudale, séparée de la masse céphalique par la profonde dépression du hile (pl. XXII, fig. 81).

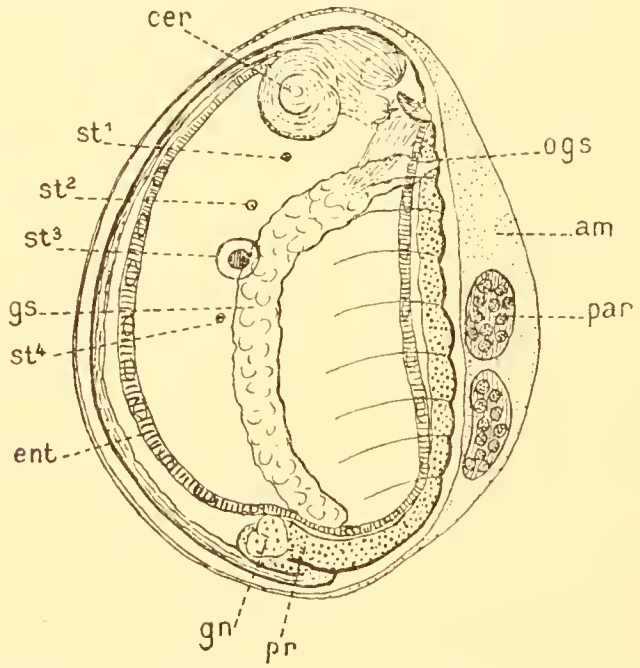
Les éléments qui constituent cette épaisse paroi somatique ne sont pas encore différenciés et sont empilés les uns sur les autres en colonnes radiales, dont les éléments présentent une cohésion plus grande vers l'extérieur que vers l'intérieur où ils ont une tendance à se dissocier. Entre l'endoderme et cette paroi du corps se trouve une cavité parfaitement distincte. Ce n'est que plus tard, que les cellules internes de la couche ecto-mésodermique se délaminent pour donner naissance à un mésoderme différencié. Il apparaît d'abord uniquement au niveau de la face ventrale, le long de l'épaississement ventral et s'étend ensuite sur les côtés du corps (pl. XXIII, fig. 87, *mes*). On ne tarde pas alors à voir à l'extérieur quelques indices de segmentation qui se montrent d'abord en avant et sur la face ventrale; la segmentation se traduit en outre, à l'intérieur, par une division du mésoderme en îlots correspondant aux différents segments. Au même stade se forment les glandes salivaires; elles se développent sous forme d'invaginations ectodermiques paires débouchant sur la face ventrale par deux orifices très écartés l'un de l'autre et placés très au-dessous de l'orifice buccal. Un peu au-delà du pôle postérieur, on trouve occupant une position dorsale par

rapport à l'extrémité postérieure du sac gastrique, deux groupes de cellules, placés de chaque côté de la ligne médiane dorsale ; les éléments qui les forment sont remarquables par leur grosse taille et leurs gros noyaux, et sont serrés les uns contre les autres (fig. 88, *gn*) ce sont les rudiments des organes sexuels.

Le système nerveux n'est, à cette époque, nullement différencié de l'hypoderme. La bandelette ventrale, avec ses cellules superposées sur plusieurs rangs, contient en puissance la chaîne ganglionnaire ; on remarque aussi, sur la région céphalique, deux épaississements discoïdaux de la paroi du corps, ou lobes céphaliques *(cer)*, aux dépens desquels se formeront plus tard les ganglions cérébraux ; ces épaississements se continuent de chaque côté de la bouche avec la bande germinative ventrale. Enfin, entre les deux lobes céphaliques se trouve la masse médiane du labre (fig. 88, *l*), volumineuse et remplie de tissus mésodermiques, destinée à évoluer en fibres musculaires.

Au stade qui précède en succède un autre qui se présente à la fin de la saison et qui est caractérisé par des organes et des tissus plus différenciés : la larve, nettement segmentée sur la face ventrale, est maintenant à peu près constituée. Le sac gastrique s'est très élargi et tapisse entièrement les parois du corps qui se sont amincies par rapport à la cavité centrale ; son épithélium, formé de larges cellules polyédriques, s'est aplati et, sur la coupe optique, il présente un aspect strié qui, de face, se traduit par un pointillé régulier ; les noyaux se sont aplatis également. A l'intérieur du sac gastrique, on remarque, toujours suspendus au stomodœum, un ou deux sacs cuticulaires emboîtés l'un dans l'autre ; le plus grand ne m'a pas paru persister d'une façon constante ; mais le plus petit, de teinte jaune, fortement chitinisé, persiste jusqu'à la fin de la période embryonnaire et constitue une sorte d'entonnoir ou de "trichter", suspendu au stomodœum. La bouche, fortement chitinisée sur tout son pourtour, a la forme d'un croissant transversal à concavité supérieure ; elle est ouverte et donne accès par un court stomodœum

à paroi cuticularisée dans le sac gastrique. De chaque coté de la bouche, les mandibules sont représentées par un tubercule, terminé par un petit crochet chitineux, finement acéré. Les tissus mésodermiques et, en particulier, les muscles sont assez profondément différenciés. Les muscles dilatateurs du pharynx sont très développés et s'irradient en éventail sur la région céphalique; ils commencent à se contracter, aspirant ainsi, par un mouvement de succion, la substance homogène qui englobe l'embryon et qui tient en suspension les masses parembryonnaires; cette substance qui est de teinte jaune se trouve ainsi partiellement ingérée dans le sac gastrique qui prend alors lui-même une teinte jaune [1].



IG. 12. — Larve du *Platygaster ornatus*, pendant l'hivernation : *am*, amnios ; *cer*, lobes cérébraux ; *ent*, mésenteron ; *gn*, organes de la génération ; *gs*, glande salivaire; *ogs*, orifice des glandes salivaires ; *par*, masses paraembryonnaires ; *pr*, proctodœum ; *st¹-st⁴*, stigmates.

Les différents organes s'ébauchent et se complètent ensuite progressivement, conformément au type (*Synopeas*), que nous avons précédemment décrit (texte fig. 12). Les glandes salivaires (*gs*) sont remarquables par leur très grand développement et se présentent

[1] On peut faire sortir par compression le fluide jaune contenu dans le sac gastrique ; la cuticule paraît également colorée en jaune.

sous forme de deux grands sacs allongés, qui, au lieu de déboucher isolément comme aux stades plus précoces, émettent chacun un canal excréteur transversal qui va à la rencontre de celui du côté opposé et qui se fusionne avec lui pour déboucher au niveau d'un orifice commun et médian (*ogs*) sur le segment de la lèvre inférieure. De chaque côté du corps, on n'observe que trois stigmates, normalement conformés et qui correspondent, le premier au deuxième anneau thoracique, et le troisième au deuxième segment abdominal. En outre, sur le premier segment abdominal (segment médiaire), se trouve un large organe discoïdal (st^3) très réfringent et accollé contre les téguments qui représente le stigmate aberrant de cet anneau.

C'est au stade que je viens de décrire et qui précède celui représenté sur les figures 83 et 84 (pl. XXIII), que les parasites passent l'hiver, encore enveloppés dans leur amnios, ou bien celui-ci étant en partie désagrégé : vers la fin d'octobre, la plupart d'entre eux en sont à ce degré d'évolution.

2° AMNIOS ET KYSTE ADVENTICE

1° *Au stade petite blastula.* — Lorsque l'embryon en est au stade *petite blastula* (pl. XXII, fig. 76) le paranucléus (*na*) a subi les modifications suivantes. Il est encore augmenté de taille et est plus volumineux que la blastula tout entière ; chez certains individus, on peut constater qu'il s'est partagé en deux ou trois masses, tandis que chez d'autres qui en sont pourtant au même stade embryonnaire, il forme une masse encore indivise. Ce paranucléus unique ou multiple est maintenant logé dans une couche de protoplasma périphérique entièrement isolée et distincte du plasma des cellules embryonnaires et qui est nettement séparée de la blastula qu'elle enveloppe. La couche périphérique de l'œuf qui se trouve ainsi isolée de l'embryon proprement dit et qui contient le paranucléus nous apparaît dès lors comme n'étant autre que l'amnios.

Quant au kyste adventice, il peut prendre à ce stade des disposi-

tions diverses. S'il est fixé, le pédicule s'est souvent allongé et rétréci, de telle sorte que l'ensemble présente alors un aspect piriforme très marqué (fig. 76), dont nous avons déjà parlé plus haut. On trouve à son intérieur un petit nombre de noyaux de taille géante ; le nombre de ces noyaux du reste est loin d'être fixe pour un stade donné ; il peut très bien n'y avoir encore, au stade *petite blastula,* qu'un ou deux noyaux dans le kyste adventice ; une fois, par contre, j'en ai trouvé jusqu'à 8 ; mais c'est là un maximum qui se trouve rarement atteint, même d'une façon définitive ; car les noyaux du kyste se multiplient peu, et. dès les stades jeunes, ils arrivent à leur nombre définitif.

Le kyste, du côté de son pôle libre, est très aminci, contrairement à ce qui a lieu du côté du pôle adhérent, et il en résulte que la cavité circonscrite par le kyste est encore plus excentrique qu'aux stades précédents. Dans cette cavité, sans la remplir entièrement, flotte une masse *ovoïde* (*o*), limitée par un double contour très réfringent, qui n'est autre que l'œuf lui-même comprenant l'amnios et la blastula embryonnaire.

Sur les coupes (pl. XXIII, fig. 85 et 86), le kyste que nous venons de décrire d'après des préparations *in toto,* se montre très retracté et apparaît comme beaucoup plus mince. Les noyaux (*nk*), par contre, montrent sur les coupes leur structure d'une façon beaucoup plus précise que sur les autres préparations.

2° *A partir du stade* grande blastula, *jusqu'à la fin du développement embryonnaire.* — Lorsque l'embryon en est au stade grande blastula, le paranucléus a subi les transformations suivantes : les granulations chromatiques, qui sont à son intérieur et qui sont à peu près de même taille, sont réparties d'une façon régulière et chacune d'entre elles occupe dans le réticulum plasmatique du noyau le centre d'une aréole claire (fig. 85, *nu*) ; ces aréoles se régularisent et présentent bientôt la forme de petites sphérules limitées par une fine membrane; la granulation chromatique centrale se subdivise elle-même en plusieurs, et, en fin de compte, tout un essaim

de petits noyaux serrés les uns contre les autres et renfermant chacun plusieurs granulations chromatiques se trouve avoir pris naissance aux dépens du paranucléus (fig. 86, 77, 79). En même temps que s'établit ce processus, le paranucléus se sépare souvent par une sorte de bourgeonnement ou de division directe en un nombre de masses plus ou moins grand, dont chacune s'égrène à son tour en un essaim de petits nucléus formés par division multiple (fig. 78, 79, 80, 81). Cette curieuse division simultanée du paranucléus commence généralement à s'esquisser, lorsqu'il n'est encore formé que d'une masse unique ; puis elle s'achève en même temps que la masse du paranucléus se fragmente. Tous les petits noyaux nés de la manière qui précède, s'entourent d'un protoplasma granuleux qui se condense autour d'eux et dans lequel ils se trouvent groupés. Quelle est l'origine de ce plasma granuleux qui entoure les noyaux de nouvelle formation. Si nous nous en rapportons aux idées cytologiques courantes, on ne peut guère le considérer que comme dérivant de la couche plasmatique dans laquelle était plongé le paranucléus, ce plasma s'infiltrant et s'insinuant dans les petits espaces intercalaires qui se forment entre les noyaux secondaires, au moment où le paranucléus s'égrène pour leur donner naissance. Il ne me paraît pas impossible pourtant qu'une partie tout au moins du nucléoplasma du paranucléus contribue à la formation du cytoplasma des nouveaux éléments ; mais c'est là une interprétation qui s'écarte tellement des faits fondamentaux connus, que, malgré les données qui sembleraient devoir justifier cette interprétation, j'hésite à m'y arrêter davantage. Je signale, en tout cas, aux cytologistes le paranucléus de cet embryon, ainsi que celui d'autres espèces présentant un développement analogue, comme un sujet d'études très intéressant et susceptible de conduire à la découverte de faits nouveaux pour l'histoire de la division nucléaire.

Le phénomène de division directe et multiple qui se présente ici et qui a surtout été rencontré jusqu'à présent chez les Foraminifères et les Sporozoaires (Schaudinn) est évidemment dû à un phénomène d'accélération et est comparable à celui que Ch. Pérez a signalé

dans les noyaux myoblastiques du thorax au moment de la métamorphose chez les Fourmis.

Pour mettre en évidence la résolution du paranucléus en noyaux secondaires, j'ai d'abord eu recours à la simple fixation de l'œuf sur la lame porte-objet par les vapeurs d'acide osmique, et à l'examen dans l'eau, après coloration par le picrocarmin ou le vert de méthyle. Certaines des préparations ainsi traitées montrent distinctement la décomposition du paranucléus en sphérules secondaires; et les granulations chromatiques qui occupent le centre de ces noyaux, en voie de formation, se colorent très fortement par les réactifs mentionnés.

Les coupes, après fixation par ouverture de la larve de Cécidomyie parasitée dans le liquide de Flemming et colorées par le violet de gentiane, confirment les résultats ainsi obtenus et permettent de préciser les détails.

Aux stades suivants et pendant que l'embryon s'organise, le nombre des noyaux formés aux dépens du paranucléus continue à augmenter, mais uniquement par voie de division directe, tandis que, au contraire, les noyaux embryonnaires se multiplient par division indirecte et présentent sur les coupes de fréquentes figures de mitose, qui, malgré leur petite taille, sont néanmoins très bien caractérisées. Tous les noyaux dérivés du paranucléus se colorent en rose vif par le carmin, et lorsqu'ils sont entièrement constitués, ils sont à peu près tous de même taille, de forme vésiculaire assez régulière et présentent à leur centre un groupe de granulations chromatiques. En même temps qu'ils augmentent en nombre, la masse de plasma granuleux qui les englobe s'accroît et se dispose de façon à constituer des masses arrondies de formes irrégulières, globuleuses, ovoïdes ou en forme de boudins, ou d'amas diversement lobés qui entourent l'embryon (fig. 79, 80, 81, 82, 87, 88, *par*). Je désignerai ces masses, dont l'aspect rappelle celui de germes embryonnaires, sous le nom de *masses paraembryonnaires*. Elles se colorent comme l'embryon lui-même en rose jaunâtre par le picrocarmin, tandis que le reste de l'amnios est maintenant unique-

ment formé d'une substance claire, homogène, albumineuse, jaunâtre sans structure, qui se colore en rose franc par le picrocarmin, et au milieu de laquelle les masses paraembryonnaires se trouvent immergées.

A un stade un peu plus avancé (pl. XXIII, fig. 82), les masses paraembryonnaires ont achevé de se fractionner en masses arrondies, irrégulières et à contour très nettement limité ; leurs noyaux présentent un ou plusieurs nucléoles réfringents se colorant en rouge vif par le carmin ; ils ont une tendance marquée à se porter à la périphérie des masses protoplasmiques qu'ils occupent et à s'y ranger en une couche continue, de façon à ébaucher la réalisation d'une blastula. Les choses d'ailleurs n'iront pas plus loin ; mais elles n'en ont pas moins, à mon avis, une signification importante ; car elles paraissent indiquer que les cellules de l'amnios, sœurs des cellules embryonnaires, détiennent, bien qu'à un degré beaucoup moindre, les propriétés évolutives qui caractérisent ces dernières, et que, de plus, la tendance à la polyembryonie peut également se manifester chez elles.

Le kyste adventice persiste pendant toute la durée du développement ; mais il s'amincit beaucoup à mesure qu'il est distendu par l'œuf, qui augmente de volume. Du côté adhérent, le kyste continue pourtant à présenter un amas protoplasmique clair formant une sorte de coupe renversée dont le pied serait représenté par le pédicule du kyste et dans la concavité de laquelle l'œuf se trouve logé comme dans un coquetier (fig. 78, 79, 80). Les noyaux (*nk*) du kyste s'aplatissent de plus en plus et forment sur les préparations colorées au carmin de grands disques roses nettement limités. Plus tard ils dégénèrent et l'on voit parfois la chromatine se réunir au centre en une seule masse très colorable par les réactifs.

Lorsque l'embryon est arrivé au terme de son évolution, et qu'il va être mis en liberté sous la forme larvaire, la substance homogène et jaune de l'amnios dans laquelle se trouvent plongées les masses paraembryonnaires est semi-fluide et hyaline ; les masses paraem-

bryonnaires apparaissent elles-mêmes contractées et très réfringentes; le kyste adventice est réduit à une membrane mince, à la surface de laquelle on reconnaît encore quelques gros noyaux aplatis et dégénérés : cette membrane, cédant à la pression interne, ne tarde pas à se dégagréger et à se rompre, et, peu à peu, sous l'influence des mouvements internes de l'hôte, l'embryon, ainsi que les masses paraembryonnaires qui l'entourent se trouvent mis en liberté dans la cavité générale de la larve de Cécidomyie.

A la fin de mars de l'année suivante, on se trouve en présence de la larve libérée de ses enveloppes, mais à laquelle adhèrent encore souvent des restes de la masse paraembryonnaire, tandis que d'autres parties de cette masse flottent librement dans la cavité générale de l'hôte, en affectant la forme de pseudogermes.

Il n'existe pas chez le *Platygaster ornatus* de distinction à établir entre les différentes formes larvaires. Le dernier stade (fig. 83 et 84) que l'on rencontre pendant l'hiver ou au commencement du printemps suivant, diffère surtout du précédent par son organisation plus avancée et par sa segmentation bien marquée. Vue par transparence dans l'hôte dont elle est parasite, cette larve forme alors une grande tache claire et ovalaire se détachant sur le fond jaune de la larve de Cécidomyie (fig. 89). Je me dispenserai de décrire cette forme qui a été figurée de face et de profil (fig. 83 et 84).

Les principaux organes sont visibles par transparence sur les deux figures.

L'éclosion se produit à partir de la fin d'avril, et se poursuit pendant le mois de mai et le commencement de juin.

Développement du *Platygaster sp.* de *Cecidomyia œnophila* Haimh

(pl. XXIII, moitié droite).

Je n'ai pu, jusqu'à présent, obtenir l'éclosion de ce parasite qui vit à l'état larvaire aux dépens de la Cécidomyie de la Vigne *Cecidomyia* (*Perrisia*) *œnophila*.

Son développement est entièrement comparable à celui du *Platygaster ornatus* de *Cecidomyia ulmariæ*; mais quelques-uns des points les plus intéressants dans l'histoire de ce dernier se présentent, dans le parasite actuel, avec un caractère exagéré qui les mettent encore mieux en lumière; c'est sur ces points seulement que je me propose d'insister.

J'ai observé la *Cecidomyia œnophila* et ses parasites à Fontenay-aux-Roses [1]. L'Insecte n'était malheureusement pas très abondant, de sorte que les matériaux d'études mis à ma disposition se sont trouvés parfois insuffisants.

La Cécidomyie de la Vigne détermine, on le sait, des petites galles saillantes sur les deux faces de la feuille [2]. J'ai constaté à Fontenay l'existence de deux générations successives de ces galles; celles de la première apparaissent au début de juin; elles arrivent à maturité du 20 au 25 juin et, à cette époque, les larves couleur rouge brique les perçent et les abandonnent pour aller se transformer en terre.

Une deuxième génération (peut-être seulement partielle) se révèle par l'apparition d'une seconde série de galles qui commençent à se développer vers le 10 juillet et qui atteignent leur maturité à la fin du mois. On ne constate pas d'autres générations dans le courant de l'année.

On trouve dans les larves de ces deux générations celles du *Platygaster* et l'on rencontre simultanément des stades jeunes et des stades avancés dans le cours de juillet. Il ne doit donc y avoir, pour ce parasite, qu'une génération annuelle, avec ponte se prolongeant pendant un espace de temps assez long.

Les stades jeunes du développement sont très semblables à ceux du *Platygaster ornatus*, et j'ai pu les suivre d'une façon plus complète qu'il ne m'avait été possible de le faire pour ce dernier parasite.

[1] Champs situés entre Fontenay et Bagneux (Seine).

[2] Ces galles, même encore toutes jeunes et à peine distinctes sont déjà closes, et elles semblent bien par conséquent résulter de la piqûre de l'Insecte. On sait du reste que certaines Cécidomyies appartenant aux genres *Monarthropalpus*, *Asphondylia*, etc, perforent les tissus pour déposer leurs œufs; il serait intéressant d'observer la ponte de *C. œnophila* pour voir s'il en est de même chez cette espèce.

L'enveloppe irrégulière, à gros noyaux, qui entoure l'œuf est ici manifestement d'origine externe et l'on ne peut conserver de doutes à cet égard (fig. 91, 92, 93). Ce sont des amibocytes ou de jeunes cellules conjonctives de l'hôte qui se sont groupées, en nombre variable, autour de l'œuf et qui se sont fusionnées et hypertrophiées pour lui former une épaisse enveloppe. Dans les stades jeunes, l'œuf peut se trouver aussi englobé par une seule cellule (fig. 91), ce qui permettrait de penser que, dans les autres cas où l'enveloppe présente plusieurs noyaux, ceux-ci peuvent dériver d'un noyau primitivement unique. Je ne pense pas toutefois qu'il en soit toujours ainsi, et

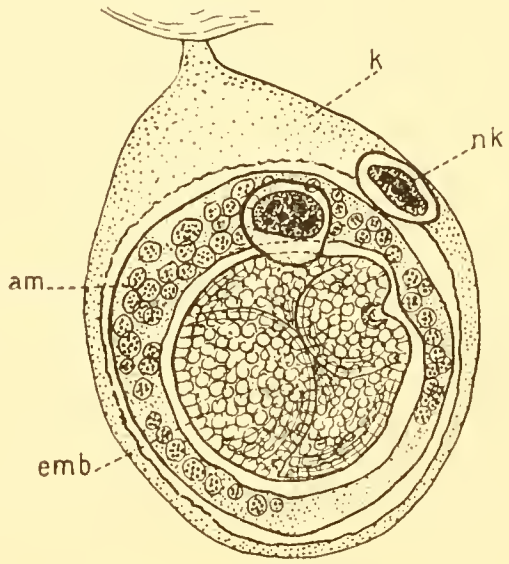


Fig. 13. — Œuf du *Platygaster sp. de Cecidomyia œnophila*, entouré de son kyste. *Am.* amnios; *emb*, embryon; *k*, kyste adventice; *nk*, noyaux du kyste. (Les enveloppes sont représentées en coupe optique, l'embryon et les noyaux du kyste sont représentés par leur surface).

l'état représenté par les figures 92, 93 me paraît plutôt correspondre à une association de plusieurs cellules autour de l'œuf qu'à un plasmode dérivant d'un nucléus unique. Comme ces kystes sont très fragiles, il arrive souvent, pour les préparations par dissociation qui ne sont pas fixées d'une façon assez immédiate par l'acide osmique, que l'œuf s'énuclée du kyste dans lequel il est contenu, et il paraît alors entièrement libre.

Le nombre des noyaux du kyste n'augmente plus ou très peu, lorsque le stade blastula est atteint; en revanche ils augmentent de

taille dans de grandes proportions et forment les énormes disques (*nk*) représentés sur les figures 93, 94, 95. Souvent le kyste se pédiculise et le tout forme alors un ensemble piriforme suspendu à un organe quelconque de la larve de la Cécidomyie et pendant librement dans la cavité générale ; ce sont là les mêmes rapports que ceux que nous avons signalés pour le *Platygaster ornatus*. La figure 94 représente ainsi un de ces kystes fixé au cerveau, comme il pourrait l'être d'ailleurs après tout autre organe, aucune élection comparable à celle que l'on rencontre chez l'*Inostemma* et le *Trichacis*, n'existant pour cette espèce.

En dehors de ces caractères du kyste adventice, ce qu'il y a de plus frappant dans le developpement du *Platygaster sp.* et ce qui le différencie surtout du *P. ornatus*, c'est la multiplication extraordinairement intense des noyaux de l'amnios et le fractionnement de cet amnios en une grande quantité de masses paraembryonnaires (fig. 96).

Développement du *Platygaster lineatus* Kieffer (pl. XXIV).

Ce parasite vit à l'état larvaire dans les larves de la Cécidomyie des poires et présente une évolution parallèle à celle de l'Inostemma. Il est très fréquent de rencontrer des larves parasitées à la fois par ces deux Proctotrypides et contenant plusieurs embryons appartenant à chacune des deux espèces. Comme une autre larve parasite appartenant à un Chalcidien se rencontre aussi très fréquemment dans les larves de *Diplosis pirivora*, on comprendra que l'on puisse éprouver d'abord quelques difficultés pour rapporter à chaque espèce les stades successifs qui lui appartiennent. On y arrive toutefois, d'une façon qui ne peut laisser aucune place au doute, en suivant pas à pas le développement de chacun d'entre eux et en faisant, suivant une expression consacrée par les microbiologistes, des cultures pures de ces divers parasites par une méthode qui sera exposée plus loin.

Insecte parfait. — Les *Platygasters lineatus* apparaissent à peu près en même temps que les *Inostemma*, ou peu de temps après. En 1902, je commence à les voir voler dans mes cages d'élevage le 1er avril; le 2 avril, je les trouve en liberté et en abondance assez grande sur les inflorescences de Poirier; ils les parcourent en tous sens, s'arrêtent sur les boutons pour lécher les sucs qui peuvent transsuder de la fleur, mais ne pondent pas; quelques-uns s'accouplent rapidement.

Le 4 avril le moment de la ponte est arrivé et je vois dans la journée un bon nombre de ces parasites installés sur les boutons de Poirier et en train de les larder. Ils sont d'ailleurs campés d'une façon très analogue à l'Inostemma; mais leur ponte est de durée beaucoup moins prolongée. Ils s'attaquent à des boutons fermés, mais laissant généralement voir un peu plus les pétales que dans le cas de l'Inostemma. Ils profitent le plus souvent de l'espace libre ou de la fissure plus ou moins béante qui peut se trouver entre les pétales pour introduire toute l'extrémité postérieure de leur abdomen. La période de ponte des *Platygaster lineatus* se prolongea en 1902 jusque vers le 14 avril. A cette date, ils étaient encore très nombreux; mais fort peu se livraient à la ponte: ils humaient le nectar dans le cœur des fleurs de Poirier, passant ainsi les derniers moments de leur existence. Peu de jours après ils disparurent d'une façon complète.

Œuf du platygaster avant la ponte (fig. 97). — Cet œuf examiné dans les organes reproducteurs mêmes de l'insecte apparaît sous la forme représentée par la figure 97; il est prolongé à son pôle antérieur en un pédicule assez court, légèrement incurvé, et présente au niveau de son pôle postérieur un petit prolongement membraneux irrégulier et transparent. C'est une forme très voisine de celle que nous avons rencontrée chez le *Trichacis remulus* et chez le *Platygaster* (*Polygnotus*) *minutus*.

Œuf après la ponte dans l'œuf de la Cécidomyie (fig. 98, 99, 101). — Il est facile de constater par simple transparence la

présence des œufs du *Platygaster lineatus* à l'intérieur des œufs de Cécidomyie qui ont été piqués par l'Hyménoptère. Il arrive parfois que, par suite d'une sorte d'erreur de l'instinct, l'œuf du parasite est pondu entre le chorion de l'œuf de la Cécidomyie et l'embryon qui s'y trouve renfermé (fig. 98). J'ai observé cette particularité sur plusieurs œufs d'une même ponte, le 5 avril 1902 ; elle tient probablement à ce fait qu'au stade avancé, où se trouvaient les œufs de Cécidomyie en question, il existe un espace libre assez considérable sous le chorion au niveau du pôle antérieur. La tarière alors peut ne pas pénétrer assez profondément pour atteindre l'embryon et l'œuf du parasite se trouve par suite rester en dehors de ce dernier. Il est bien évident que ces œufs ne peuvent poursuivre leur développement et sont fatalement condamnés à périr. Ils sont alors aussi nettement visibles par transparence que s'ils étaient entièrement dégagés de l'œuf de la Cécidomyie, présentant seulement un aspect un peu plus gonflé que ceux qui se trouvent dans les organes reproducteurs du parasite, et l'on peut constater à leur intérieur un début de segmentation.

Lorsque les œufs du *Platygaster lineatus* occupent leur situation normale, ils sont logés d'une façon fort variable, sans élection de place définie, dans l'épaisseur même de l'embryon et entre ses différents organes ; ils sont alors, en général, moins complètement visibles que dans le cas précédent, mais sont néanmoins le plus souvent très suffisamment distincts et il est alors aisé de les reconnaître et de les identifier. A la vue de ces œufs relativement volumineux et dont il peut y avoir jusqu'à quatre ou cinq exemplaires dans un même hôte (fig. 101), on se demande comment ils ont pu être inoculés dans un organisme en apparence aussi délicat qu'un œuf de Cecidomyie, sans qu'il reste une trace apparente de la blessure et sans que le développement de l'hôte se trouve entravé.

Œuf dans la larve de Cécidomyie. — Développement embryonnaire. — Pour éviter des recherches trop longues, et pour trouver à coup sûr des jeunes larves parasitées par le *Platygaster lineatus*,

j'avais marqué d'un fil blanc, le 8 avril, quelques boutons de Poirier dans lesquels j'avais vu le parasite en train de pondre. Ils furent examinés le 11 avril, et je pus constater que les œufs de la Cécidomyie étaient en grande partie éclos et que les larves transparentes et minuscules du Diptère étaient descendues dans l'ovaire. Examinées au microscope, la plupart d'entre elles se montrèrent très parasitées. Chaque larve contenait plusieurs œufs, le plus souvent trois ou quatre ; quelques uns présentaient encore leurs coques et avaient la forme caractéristique des œufs au moment de la ponte ; leur membranelle du pôle postérieur était même encore aussi nettement visible que sur les œufs retirés du corps du parasite. Les autres œufs au contraire étaient dépourvus de leurs coques et transformés en amas cellulaires sphériques. Il est à noter que la coque ne se désagrège pas d'une façon progressive, ou ne se dissout pas en se gonflant comme cela semble se passer pour certains types, mais qu'elle se brise pour donnner issue à l'amas cellulaire sphérique qu'elle contient.

Le volume de ces œufs est vraiment considérable par rapport à la taille si réduite des larves de Cécidomyie venant d'éclore, et il peut paraître étonnant au premier abord que leur présence ne détermine pas de troubles plus immédiats. Mais il faut bien aussi se rendre compte que ces œufs ont une très grande souplesse qui leur permet de s'étirer lorsqu'ils se trouvent comprimés et que, d'autre part, l'hôte est extensible et présente des organes d'une grande mobilité; il résulte de là que les œufs du parasite sont logés à l'intérieur du corps de la Cécidomyie larvaire, comme le sont ses propres organes et se déplacent avec eux (fig. 101); car, étant entièrement libres dans la cavité générale, ils sont brassés par les contractions du corps qui se produisent dans les mouvements de reptation et on les voit alors glisser entre les organes ; s'il leur arrive d'être comprimés entre la paroi du corps et quelque organe interne, ils se déforment et s'étirent; puis, aussitôt le défilé franchi, ils se trouvent projetés rapidement dans un espace du

corps plus large, où ils reprennent immédiatement leur forme normale.

La segmentation conduit à la formation d'un petit groupe de noyaux rassemblés côte à côte dans le protoplasma de l'œuf (fig. 99); celui-ci s'est lui-même ramassé en une masse ovoïde ou sphérique, en s'écartant de la coque de l'œuf, et en laissant au-dessous de celle-ci, surtout au niveau des deux pôles, un espace vide. Parmi les noyaux de segmentation qui sont au nombre d'une quinzaine environ, au stade dont nous parlons, deux ou trois (*na*), placés au pôle antérieur et au pole postérieur, attirent l'attention par une taille un peu plus grosse que celle des autres. Ce sont les noyaux qui sont destinés à former l'amnios; il est probable qu'ils dérivent d'un seul noyau de segmentation formé à un stade antérieur; en tous cas, ces noyaux amniotiques, encore peu différents par leur taille des noyaux embryonnaires, ne se sont pas encore écartés de ces derniers et forment avec eux une masse unique. L'amnios s'individualise donc ici d'une façon plus tardive que chez le *Synopeas*, l'*Inostemma*, le *Platygaster ornatus*, l'*Encyrtus fuscicollis*, etc., et se sépare par une sorte de délamination analogue à celle du *Polygnotus minutus*.

C'est à peu près au stade qui précède, ou peu de temps après, que l'œuf se dépouille de sa coque.

Après l'isolement de l'amnios, la masse centrale de cellules embryonnaires se transforme en une petite blastula et le développement marche d'une façon très rapide.

Le 20 avril, le volume s'est accru dans de grandes proportions, et on trouve déjà la forme de l'embryon ébauchée (fig. 100), avec sa large partie céphalothoracique et son extrémité caudale séparées l'une de l'autre par un profond sillon transversal et dorsal. Tout autour se trouve un amnios très épais et formé d'une abondante masse protoplasmique, dans laquelle sont logés des noyaux amniotiques très volumineux; ils sont distribués d'une façon irrégulière et l'on en rencontre six ou sept en moyenne sur la coupe optique.

Ces noyaux n'ont pas de membrane nucléaire très accentuée, et ils présentent, à leur intérieur, de nombreuses granulations chromatiques assez régulièrement distribuées; ils ne répondent donc pas au type des noyaux amniotiques du *Synopeas*, mais à ceux que l'on rencontre dans la première partie de l'évolution chez le *Trichacis remulus*, le *Platygaster ornatus*, l'*Encyrtus fuscicollis*, etc.; e ceci nous indique déjà que, au lieu de s'arrêter dans leur multiplication, comme chez le *Synopeas*, ils devront, par la suite, se multiplier beaucoup par voie de division directe ou multiple comme c'est en effet le cas chez les différents types que nous venons de citer.

Le 25 avril, un grand nombre de larves primaires sont entièrement formées et l'on en trouve même qui, sorties de l'œuf, sont devenues libres dans la cavité générale de l'hôte. Ces très petites larves sont représentées sur les figures 103 et 104. Je les avais observées très fréquement pendant le cours de l'année 1901 ; mais, comme les larves de Cécidomyie qui sont parasitées par le *Platygaster lineatus* se trouvent aussi le plus souvent parasitées par l'*Inostemma*, j'avais longtemps hésité pour attribuer à chacun des deux parasites les larves qui leur correspondent. De l'étude du développement de l'*Inostemma*, conduite sans interruption jusqu'à l'éclosion de l'adulte, il résulta ensuite clairement que la grande larve des kystes cérébraux était bien celle de l'*Inostemma*. Par exclusion, et aussi par des observations répétées faites sur des boutons de Poirier marqués, il résultait, d'autre part, que la petite larve, dont nous parlons actuellement, devait être celle du *Platygaster lineatus*. Toutefois, comme on rencontre souvent, à l'intérieur des larves de Cécidomyies, une larve parasite appartenant à une troisième espèce, j'ai pensé que, pour plus de sécurité, il ne serait peut-être pas inutile de trancher la question d'une façon expérimentale.

Le 21 mars 1902, c'est-à-dire bien avant l'apparition des Cécidomyies et de leurs parasites, j'entourais donc plusieurs corymbes de Poirier de sacs de mousseline, de façon à les protéger contre l'atteinte de tout Insecte de l'extérieur.

Nous désignerons ces sacs, qui se trouvaient au nombre de trois, par les numéros 1, 2 et 3.

N° 1. — Ce sac emprisonne plusieurs corymbes de Poirier. Le 1er avril, j'introduis à son intérieur 13 Cécidomyies dont 10 viennent d'une cage d'élevage et dont 3 sont prises sur les boutons de Poirier au dehors. J'y ajoute 9 Inostemmas ♀, dont 7 pris au dehors et 2 dans une cage d'élevage. Les jours suivants, je constate la ponte des Cécydomyies et des Inostemmas.

Le 23 mai, j'enlève le sac et je procède à la vérification des jeunes fruits qui ont été attaqués : à leur intérieur, je trouve des larves contenant les kystes cérébraux caractéristiques de l'Inostemma à l'exclusion de toute autre forme.

N° 2. — Le 1er avril je mets dans ce sac 8 Cécidomyies. Le 2 avril j'ajoute 1 Cécidomyie et 5 *Platygaster lineatus* venant d'une cage d'élevage. Le 4 avril j'ajoute encore 2 *Platygaster lineatus* et le 5 avril une Cécidomyie.

Le 23 mai j'enlève le sac et, procédant à la vérification des jeunes fruits qui ont été attaqués, je trouve de nombreuses larves de Cécidomyies contenant les petites larves primaires que nous avons attribuées au *Platygaster lineatus*. Ces larves sont très abondantes et existent à l'exclusion de toute autre forme.

N° 3. — L'expérience fut conduite pour ce sac d'une façon analogue à la précédente, mais, je ne sais pour quelle raison, la ponte des Cécidomyies ne réussit pas et le résultat fut nul.

De l'expérience portant sur le numéro 2 résulte, sans erreur possible, l'attribution au *Platygaster lineatus* de la petite larve primaire représentée sur les figures 102, 103 et 104.

Cette larve, quoique beaucoup plus petite, présente une certaine ressemblance avec celle du *Trichacis*. Sa partie abdominale est large et continue avec la partie céphalothoracique sans ligne de démarcation tranchée. Sur le côté dorsal de la larve vue de profil (fig. 104), on voit une trace de segmentation. Le cadre buccal est large, presque circulaire. Au-dessous se voit un amas de petites den-

ticulations chitineuses formant un groupe de la même teinte testacée que les crochets mandibulaires. Les antennes sont bien développées et en forme de petites baguettes cylindriques. Il n'y a pas d'appendices pédiformes. L'extrémité caudale est brusquement tronquée et les deux angles extrêmes se prolongent en deux crochets recourbés en arrière. En dedans de chacun de ces crochets se trouve une petite dentelure. Le sac gastrique est limité par des cellules très volumineuses.

C'est vers la fin d'avril que ces larves commencent à être mises en liberté dans la cavité générale de la larve de Cécidomyie, après rupture de l'amnios dans lequel elles sont contenues.

A ce moment se passe un phénomène fort curieux que nous avons déjà constaté chez le *Trichacis remulus* et chez le *Platygaster ornatus*, mais qui se présente ici avec des caractères assez particuliers et une évolution très remarquable. Les noyaux de l'amnios se multiplient en effet d'une façon très active et au moment de la maturité de la larve primaire, l'amnios tout entier se désagrège en boules protoplasmiques plurinucléées (pseudogermes) qui sont mises en liberté dans la cavité générale de la larve de Cécidomyie.

Ces pseudogermes (fig. 105, 106, 107) continuent alors à s'accroître et à se multiplier par scission dans la cavité générale de l'hôte, si bien qu'ils arrivent à être fort nombreux, et comme ils sont en même temps très réfringents et ont un contour très accusé, il est aisé de les distinguer par transparence à l'intérieur d'une larve vivante de Cécidomyie, que l'on observe dans l'eau sous le microscope, après avoir exercé une légère compression sur la lamelle couvre objet (fig. 108, *pg*). Ces pseudogermes (*pg*) flottent librement dans la lymphe de l'hôte et se déplacent entre les différents organes, ce qui rend leur observation encore plus facile.

La présence de ces corps singuliers permet de reconnaître du premier coup une larve parasitée par le *Platygaster lineatus*; et lorsqu'on les a vus, on peut, avec la certitude du succès, rechercher la larve du parasite (fig. 108, *l*), dont on ne tardera pas à déceler l'existence, malgré son exiguïté qui lui permet souvent de se dissimuler

sous un organe et peut ainsi empêcher qu'on la découvre d'une façon immédiate.

Si des pseudogermes flottent dans la cavité générale d'une larve de *Diplosis pirivora*, on peut donc être certain d'y trouver en même temps une larve de *Platygaster lineatus*, de même que la présence des pseudogermes dans une larve de Cécidomyie destructive indique que cette larve est parasitée par le *Trichacis remulus*.

Pour examiner la structure des pseudogermes on doit ouvrir la larve parasitée dans une goutte d'eau légèrement osmiquée, on achève la fixation par les vapeurs d'acide osmique et l'on colore par le picrocarmin. Les pseudogermes se présentent sous la forme de vésicules le plus souvent arrondies, dont la taille peut arriver à dépasser celle de la larve primaire elle-même ; ils sont limités à l'extérieur par un double contour dont la ligne interne est très noire et fort accentuée, et la couche limitante extérieure arrive ainsi à s'individualiser de façon à constituer une véritable membrane. Le contenu est formé d'un protoplasme qui se colore en jaune ou en rose jaunâtre par le picrocarmin, et de noyaux arrondis, plus ou moins nombreux et irrégulièrement distribués, contenant chacun un groupe de granulations chromatiques.

Sur les pseudogermes volumineux et qui se trouvent à un degré assez avancé d'évolution, il est facile de constater l'existence d'une membrane d'enveloppe comparable à une sorte de chorion et on peut même arriver à les faire éclater, de façon à expulser le contenu protoplasmique avec ses noyaux : à côté de la masse ainsi expulsée reste alors la membrane enveloppante semblable à un ballon crevé et dégonflé (fig. 107).

Quelle est la destination future de ces pseudogermes ?

Je me suis demandé pendant longtemps s'ils n'étaient pas eux-mêmes destinés à poursuivre une évolution embryonnaire plus ou moins complète ; mais je me suis convaincu du contraire.

On ne trouve chez eux rien qui puisse être comparé à un commencement de différenciation embryonnaire, pas même la distribu-

tion des noyaux en une couche périphérique que l'on rencontre souvent dans les pseudogermes du *Trichacis remalus* et qui rappelle la disposition d'une blastula.

Vers la fin de juin, on constate que les noyaux se réunissent le plus souvent en une masse muriforme centrale, tandis que, tout autour, au-dessous de la membrane d'enveloppe du pseudogerme, se trouve une large zone de protoplasma granuleux et dépourvu de noyaux (fig. 106). Les pseudogermes ainsi constitués ressemblent à s'y méprendre à des œufs qui se trouveraient à un début de segmentation ; mais les choses ne vont pas plus loin ; au contraire, à partir de ce moment, ils semblent dégénérer, perdent de leur réfringence, pâlissent et éclatent très facilement dans le liquide de la préparation; bientôt il devient impossible de les voir par transparence au travers de la larve de Cécidomyie et, à partir de la fin de juillet, il ne faut plus compter sur leur présence pour vous avertir qu'une larve est parasitée par le *Platygaster lineatus*.

Pendant que les pseudogermes subissent l'évolution dont nous venons de parler, la larve primaire elle-même évolue et se transforme en passant à l'état de larve intermédiaire (fig. 109 et 110).

Elle se gonfle alors de façon à constituer une sorte de boule surmontée en avant de la tête caractéristique de la larve primaire, avec ses crochets mandibulaires, et portant en arrière l'abdomen terminé par ses deux crochets ; cet abdomen est maintenant réduit à la cuticule et est entièrement vide, la larve s'étant séparée de la cuticule dans la plus grande partie de son étendue et s'étant gonflée en une grosse masse sphérique. Le même processus continuant et s'exagérant, la larve finit par prendre une forme utriculaire dans laquelle il n'y a plus de région céphalique reconnaissable (fig. 111 et 112) et l'on aurait peine à reconnaître dans cette larve celle du *Platygaster lineatus*, si l'on ne voyait à son extrémité postérieure un petit appendice transparent qui n'est autre que l'abdomen de la larve primaire réduit à sa cuticule ; l'armature buccale est en outre toujours bien reconnaissable.

En examinant cette larve de profil dans un milieu indifférent, on constate qu'elle se présente en coupe optique avec les caractères que montre la figure 111.

Fin de l'évolution. — A la larve intermédiaire succède une larve secondaire, puis la fin de l'évolution s'effectue comme pour l'Inostemma. Vers le 15 septembre on trouve déjà les Insectes entièrement formés et chitinisés dans les cocons de la Cécidomyie ; ils sont, comme pour l'Inostemma, logés dans une petite case transparente et rigide formée par la cuticule de la larve de Cécidomyie ; il reste aussi à l'extrémité postérieure de la case, une petite masse de substance blanche.

Il est à noter que la femelle du *Platygaster lineatus* est trop longue pour le cocon de Cécidomyie qui la contient et que l'extrémité postérieure de son abdomen se trouve légèrement recourbée en crochet ; cette particularité, du reste, continue à se présenter, bien que à un moindre degré, chez le parasite éclos et libéré. Il semble bien que, dans le cas actuel, l'un des traits caractéristiques de l'Insecte adulte soit dû aux conditions de confinement dans lesquelles s'est effectuée la fin de sa métamorphose ; le fait pourrait être, dans une certaine mesure, comparé aux déformations que la tête de l'enfant peut accidentellement subir au moment de la parturition, avec cette différence, que dans le cas actuel, la cause entraînant la déformation reste constante pour tous les individus de l'espèce.

Les *Platygaster lineatus* passent ainsi l'hiver emprisonnés sous terre à l'intérieur des cocons de la Cécidomyie et n'éclosent qu'au mois d'avril suivant.

Il résulte du parallélisme de développement entre l'*Inostemma piricola* et le *Platygaster lineatus*, qui évoluent dans le même hôte, qu'il doit exister une concurrence vitale très active entre ces deux espèces. Cette concurrence est évidemment d'autant plus active que les deux parasites opèrent de la même façon, dans le même temps et les mêmes conditions, de telle sorte que ce sont les mêmes pontes de Cécidomyie, et, pour une ponte donnée, les mêmes œufs qui sont les

plus accessibles à la tarière de l'un et de l'autre parasite. Aussi, est-il extrêmement fréquent de rencontrer des larves de Cécidomyie parasitées à la fois par les deux espèces, et, pour ce qui concerne le *Platygaster lineatus*, on peut même dire que dans la très grande majorité des cas, les larves dans lesquelles on le rencontre sont en même temps parasitées par l'Inostemma[1]. Or, au moment des éclosions, jamais il ne se trouve dans un cocon de Cécidomyie qu'un seul parasite à l'état d'imago appartenant à l'une des deux espèces.

Il faut donc qu'une lutte s'engage entre les individus des deux espèces et que tantôt les uns, tantôt les autres périssent.

L'Inostemma en raison de la taille de sa première forme larvaire, doit souvent triompher; et, en fait, la proportion de larves parasitées par l'*Inostemma* par rapport à celles parasitées par le *Platygaster lineatus* augmente notablement à la fin de la saison. Dans d'autres cas pourtant c'est manifestement le *Platygaster* qui triomphe, et il m'est arrivé de trouver dans un cocon, à côté de ce parasite entièrement développé, la dépouille de la larve primaire de l'Inostemma. Il y a même là une cause d'erreur qu'il est intéressant de signaler; car un observateur non prévenu et n'ayant qu'un matériel peu abondant à sa disposition, pourrait conclure de la présence simultanée de cette dépouille de l'*Inostemma* et du *Platygaster lineatus*, que la larve du premier parasite appartient au second. Cette observation montre de plus que notre expérience par « cultures pures » dont il a été parlé plus haut n'était pas superflue.

Développement du *Platygaster Marchali* Kieffer.

Ce parasite vit aux dépens de la Cécidomyie de l'Ulmaire et a un développement presque identique au *Platygaster lineatus* de *Diplosis pirivora*.

Pour obtenir les éclosions du *Synopeas rhanis* et du *Platygaster ornatus*, dont nous avons déjà étudié l'évolution, nous avons vu

[1] Bien entendu, je ne puis parler à ce point de vue que pour la localité où je me trouvais et pour les deux années pendant lesquelles se sont faites mes observations.

qu'il suffit de récolter à l'automne des feuilles de Reines-des-Prés attaquées par la *C. ulmariæ* et de les conserver, en prenant les soins indiqués, jusqu'au printemps suivant.

On doit savoir, par contre, que l'on n'obtiendrait pas le *Platygaster Marchali* dans ces conditions ; car les larves qui sont parasitées par cet Insecte abandonnent la plante d'une façon beaucoup plus précoce et le cycle est toujours annuel.

Pour obtenir les éclosions de ce parasite, on doit récolter les plantes attaquées par la Cécidomyie de l'Ulmaire pendant la première quinzaine de juillet; on les conserve sur du sable humide pendant tout l'été, l'automne et l'hiver suivants et l'on obtient alors les éclosions au printemps.

C'est faute d'avoir suivi cette méthode, que j'ai été moi-même longtemps avant de connaître l'adulte correspondant aux larves de cette espèce que j'avais maintes fois observées.

Ainsi qu'il a été dit ci-dessus, le développement du parasite en question rappelle de très près celui du *Platygaster lineatus,* qui a fait l'objet du chapitre précédent.

L'œuf est plus petit que celui du parasite de *D. pirivora,* le prolongement en manubrium est moins séparé du corps de l'œuf et se continue avec lui sans ligne de démarcation distincte. Le pôle postérieur porte un petit appendice pelliculaire irrégulier et variable de taille et de forme. On trouve les jeunes stades en abondance dans les premiers jours de juin ; le développement se fait d'une façon très rapide.

La larve est à peu près identique à celle du *Platygaster lineatus* et, lorsqu'elle est libérée, elle est accompagnée à l'intérieur du corps de la larve de Cécidomyie, par des pseudogermes qui flottent entre les organes et sont entièremənt comparables à ceux qui ont été décrits au chapitre précédent. Les figures 102, 105 et 107 se rapportent d'ailleurs à cette espèce.

En juin et juillet, on peut observer souvent un grand nombre de larves de Cécidomyie parasitées par ces petites larves à pseudogermes.

Le développement et les métamorphoses aboutissent, au mois de mars de l'année suivante, à la formation du parasite prêt à éclore : il est contenu dans une petite coque transparente en forme de puparium, formée par la cuticule de la larve de Cécidomyie et affectant la disposition qui a été signalée pour les autres Platygasters. Le *P. Marchali*, étant toutefois plus petit que le *P. lineatus*, n'occupe pas toute l'étendue du puparium. La figure 113 représente un de ces Insectes dans sa coque avant l'éclosion. Tous les Insectes de cette espèce éclosent à peu près simultanément au début du printemps, tandis que les éclosions du *Synopeas rhanis* et du *Platygaster ornatus* qui vivent aussi dans les larves de la Cécidomyie de l'Ulmaire s'échelonnent sur une période assez longue. C'est pour cette raison que jamais des galles de *Cecidomyia ulmariæ* récoltées à l'arrière saison ne fourniront au printemps de *Platygaster Marchali*.

RÉSUMÉ, CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

VIE DES INSECTES ADULTES

La vie des Platygasters à l'état adulte et actif [1] est en général de faible durée, une quinzaine de jours en moyenne. Ils se nourrissent, tantôt aux dépens des fleurs de la plante qui donne asile à la larve de la Cécidomyie, dont ils sont parasites pendant leur phase larvaire, tantôt aux dépens des sécrétions que provoque sur les parties vertes la présence des larves du Diptère, et sont alors redevables de leur nourriture à l'espèce même qui les héberge pendant leur développement.

PONTE ET OEUFS DES PLATYGASTERS

La ponte des Platygasters se fait à un stade très précoce de l'évolution des hôtes (Cécidomyies) aux dépens desquels ils vivent à l'état de parasites. C'est ainsi que chez l'*Inostemma piricola*, chez le *Platygaster lineatus*, probablement chez le *Trichacis remulus*, la ponte a

1 Il peut arriver que l'imago formée avant l'hiver, ne sorte à l'air libre qu'au printemps suivant.

lieu dans l'œuf même de la Cécidomyie. Nous avons vu que, chez les Chalcidides, l'*Encyrtus fuscicollis* présente un fait semblable. Le fait que la ponte du parasite se fait dans l'œuf d'un autre Insecte, sans enrayer son développement, est remarquable; car les parasites, connus jusqu'ici comme pondant à l'intérieur des œufs (*Teleas*, etc.), arrêtent le développement de ces derniers, et parcourent toute leur évolution à leur intérieur.

Tout au contraire, dans le cas des Platygasters mentionnés et de l'*Encyrtus fuscicollis*, l'éclosion de l'hôte se produit et celui-ci parcourt ensuite toute son évolution larvaire.

La ponte des Platygasters ne s'effectue pas pourtant toujours à l'intérieur de l'œuf de l'Insecte aux dépens duquel ils vivent. C'est ainsi que le *Synopeas rhanis* pond son œuf dans la larve de la Cécidomyie de l'Ulmaire récemment éclose, et avant qu'elle n'ait eu le temps d'être enfermée dans la galle qui se forme autour d'elle.

En tout cas, d'après les espèces que nous avons étudiées, c'est toujours à un stade très précoce de l'évolution de l'hôte que se fait la ponte des Platygasters.

La façon dont procède l'Insecte pour pondre a été décrite pour le *Synopeas rhanis* (p. 506), pour l'*Inostemma piricola* (p. 561), et pour le *Platygaster lineatus* (p. 594).

La méthode suivie par l'Inostemma, qui à l'aide de sa très longue tarière, va chercher les œufs de la Cécidomyie à l'intérieur des boutons du Poirier encore entièrement clos, a particulièrement retenu notre attention, et la curieuse corne dorsale qui s'élève sur le premier anneau abdominal de la femelle n'est qu'une adaptation spéciale pour loger la tarière (pl. XXI, fig. 63).

Les œufs sont entourés dans l'ovaire d'un follicule épithélial qui se détruit avant la ponte (pl. XVII, fig. 2); ils sont de petite taille, dépourvus de vitellus, limités à l'extérieur par une membrane assez mince; ils n'ont pas d'orifice micropylaire distinct, mais présentent au pôle postérieur un petit appendice tantôt conique et d'apparence

gélatineuse (*Synopeas rhanis*), tantôt membraniforme, flagelliforme ou ciliforme (*Trichacis remulus*, espèces diverses appartenant au genre *Platygaster* (*sens. strict.*,) *Inostemma piricola*) : cet appendice provient de la dégénérescence de la partie antérieure du follicule ovarien. Le pôle antérieur se continue en un prolongement, qui se présente tantôt sous la forme d'un long pédicule grêle et cylindrique (*Synopeas*, *Inostemma*), tantôt au contraire sous la forme d'un court manubrium ou d'un simple mamelon conique (*Trichacis remulus*, *Platygaster lineatus*, *P. ornatus*, *P. Marchali*). Ces œufs sont représentés par les figures 3 (pl. XVII), fig. 42 (pl. XIX), fig. 56 (pl. XX), fig. 72 (pl. XXII), fig. 97 (pl. XXIV).

MODIFICATIONS DE LA FORME DE L'ŒUF APRÈS LA PONTE

Le volume de l'œuf s'accroît rapidement après la ponte, et il augmente proportionnellement à l'accroissement de l'embryon et de ses annexes. En général, il n'y a pas, à proprement parler de coque, mais une simple membrane souple et extensible, qui suit, sans se rompre, l'accroissement considérable de l'œuf jusqu'au moment de l'éclosion de la larve cyclopoïde ; cette membrane s'épaissit souvent au cours du développement en une sorte de chorion, à structure finement et régulièrement radiée (très développé chez le *Synopeas rhanis*).

LOCALISATION DES PARASITES AUX PREMIERS STADES DU DÉVELOPPEMENT DANS LES ORGANES DE L'HÔTE

Beaucoup de Platygasters n'ont pas d'élection spéciale au point de vue de leur localisation : tels sont, parmi ceux que nous avons étudiés, le *Synopeas rhanis*, le *Platygaster ornatus*, le *P. lineatus*, le *P. Marchali*, dont on peut trouver les œufs dans n'importe quelle région de la cavité du corps. D'autres, au contraire, sont localisés dans un organe déterminé. Tels sont le *Platygaster minutus*, dont les œufs se trouvent toujours à l'intérieur du sac gastrique de la larve de *C. destructor* ; le *Trichacis remulus*, dont les œufs sont toujours

dans la chaîne nerveuse ventrale du même Insecte, l'*Inostemma piricola*, dont les œufs sont invariablement placés dans le cerveau de *Diplosis pirivora*. Cette localisation, constante et caractéristique pour les espèces considérées, a été établie par de nombreuses observations prises au cours de plusieurs années. Elle ne peut résulter que de la façon dont le parasite pique l'œuf, du stade embryonnaire auquel il se trouve, et du très grand développement présenté chez l'embryon de la Cécidomyie par les organes atteints. Il serait toutefois désirable que l'on puisse arriver à mieux préciser les causes déterminantes de cette singulière particularité. Les figures 44, 46, 46 a, 47, etc. (pl. XIX), montrent la localisation du *Trichacis remulus* dans la chaîne nerveuse ventrale. Les figures 62, 64, 65, etc., (pl. XXI) montrent la localisation de l'Inostemma dans le cerveau.

SEGMENTATION DE L'ŒUF.

En raison de l'absence d'un vitellus interne, la segmentation de l'œuf est totale. Elle aboutit à la formation d'un ensemble de noyaux plongés dans la masse commune du protoplasma de l'œuf. Ces noyaux se séparent, d'une façon précoce, en deux groupes : les noyaux amniotiques et les noyaux embryonnaires.

Les noyaux amniotiques occupent une situation périphérique et la couche de protoplasma granuleux qui les entoure s'isole de la masse embryonnaire pour constituer l'amnios.

La séparation des deux catégories de noyaux se fait toujours, ainsi que l'avait déjà observé Ganin, à un stade peu avancé de la segmentation. Chez le *Synopeas rhanis*, elle se fait dès le début, peut-être même dès la première division, certainement avant le stade 4; toutefois, suivant les individus, on constate des différences apparentes, qui tiennent évidemment à ce que les éléments ayant une prédestination différente restent plus ou moins longtemps confondus, sans qu'il soit possible de les distinguer : lorsque la séparation des divers éléments tarde à se produire, l'amnios paraît alors se séparer par délamination. La séparation de l'amnios s'effectue d'une façon

également très précoce chez l'*Inostemma* et le *Platygaster ornatus*. Son individualisation ne devient manifeste que d'une façon plus tardive chez le *Platygaster lineatus*, par un processus de délamination l'isolant des cellules embryonnaires centrales.

Les noyaux embryonnaires, entourés de leur protoplasma, constituent d'abord une petite masse muriforme, qui, de toute part, est entourée par l'amnios, dont elle est séparée par une cavité périphérique.

D'une façon très précoce, une cavité apparaît au milieu de la masse embryonnaire; elle est d'abord réduite à un point central autour duquel rayonnent les éléments cellulaires encore incomplètement délimités et disposés en une seule couche, comme les pétales d'une rosace ; cette cavité de segmentation centrale augmente ensuite graduellement, en même temps que les cellules se délimitent autour des noyaux, et une petite blastula se trouve ainsi constituée.

Bien que, d'une façon générale, la segmentation soit totale, néanmoins, chez certains types (*Synopeas rhanis*), il reste au centre de la blastula une petite masse constituant un reliquat de segmentation dépourvu de noyaux (masse vitelloïde), qui s'accroît ensuite proportionnellement à l'accroissement de la blastula, et dans laquelle apparaissent alors des petits éléments nucléiformes, se présentant sous la forme de corpuscules chromatophiles (éléments paracytiques?), qui contribuent à donner à la masse vitelloïde les caractères morphologiques d'un endoderme primitif très rudimentaire et rappelant le vitellus des autres Insectes, sans en présenter le rôle physiologique.

Chez certains types tels que *Synopeas rhanis* (pl. XVII), *Platygaster ornatus* (pl. XXII), la blastula formée est toujours bien typique et très régulière : chez le *Synopeas*, elle atteint même une taille relativement volumineuse, sans que les cellules blastodermiques cessent d'être disposées en une seule couche.

Chez d'autres au contraire, tels que l'*Inostemma*, la blastula, même dans les stades jeunes, n'est jamais bien typique et, par un phénomène d'accélération embryogénique, le blastoderme est toujours plus

épais du côté qui correspond à la région ventrale, de sorte que les côtés ventral et dorsal de l'embryon se trouvent déjà indiqués au moment de la formation de la cavité de segmentation.

FORMATION DE L'EMBRYON (pl. XVII, fig. 11-14, 15-18).

Après le stade blastula et au début du développement embryonnaire, on observe la formation d'un sillon longitudinal, correspondant à l'axe de la face ventrale et qui a la signification d'une gouttière primitive très réduite (*g*). Sur la face opposée se creuse un sillon transversal en forme de hile (*sd*), correspondant à la région dorsale de l'embryon et qui donne à tout l'ensemble un aspect réniforme ; ce hile sépare l'une de l'autre la région céphalique et la région caudale qui se trouvent rapprochées sur le dos par suite de l'absence du vitellus. Il résulte en effet de l'absence de ce dernier, que le blastoderme, dans toute son étendue, concourt à la formation de l'embryon et que la surface externe du germe correspond, dans sa presque totalité, à la face ventrale.

La zone embryonnaire, seule présente, se trouve ainsi repliée en boule sur elle-même, de telle sorte que l'extrémité céphalique (*ce*) arrive en rapport avec l'extrémité caudale (*cd*), dont elle n'est séparée que par le hile dorsal. Il résulte de là que l'embryon est recourbé en sens inverse de celui indiqué par les auteurs antérieurs, qui avaient pris la face ventrale pour la face dorsale et réciproquement. Le développement des Platygasters se trouve ainsi ramené à la règle générale.

Le céphalothorax de la larve cyclopoïde se dessine bientôt par suite d'un élargissement en forme de repli, se produisant sur les côtés du corps, tandis que la partie caudale reste étroite : cette extrémité s'accroît comme une sorte de bourgeon qui se recourbe en forme de cimier de casque sur la face dorsale de l'embryon ; à mesure qu'il se développe, il prend un aspect bilobé de plus en plus accentué, qui aboutit à la formation de la fourche caudale. Les mandibules apparaissent de très bonne heure sous forme de deux grands replis triangulaires, au-dessous de l'invagination buccale (fig. 15 et 16).

FORMATION DES FEUILLETS ET DE L'INTESTIN MOYEN

En même temps que la forme de l'embryon commence à s'indiquer, les cellules de la blastula prolifèrent dans le sens radial, de telle sorte que le blastoderme qui n'avait d'abord qu'une seule rangée de cellules en a maintenant plusieurs. En un point, toutefois, la prolifération reste à peu près nulle ; ce point, qui constitue le hile, correspond à la région dorsale de l'embryon et se trouve, comme nous l'avons vu, au point de contact des deux extrémités de la zone embryonnaire cambrée et recourbée sur elle-même à la manière d'un anneau brisé : il représente une sorte de point mort, au point de vue de la prolifération blastodermique; à son niveau, l'épithélium reste simple et correspond à la séreuse dorsale absente des Insectes à vitellus.

La prolifération est surtout active sur la face ventrale, au niveau du sillon primitif et elle se traduit, à la partie postérieure, par un bourgeonnement particulièrement intense au fond du sillon ; c'est en ce point qu'apparaissent aussi les cellules génitales.

Le mésoderme se sépare de l'ectoderme par délamination ; cette séparation se fait surtout sur la région médio-ventrale et le mésoderme ainsi produit s'étend en remontant de chaque côté du corps vers la région dorsale ; la délamination se produit aussi néanmoins, bien qu'à un moinde degré, sur les régions latérales. Les segments mésodermiques s'individualisent progressivement d'avant en arrière ; celui qui correspond au segment mandibulaire ayant, dès le début, un énorme développement et occupant la plus grande partie du corps.

L'endoderme primitif, correspondant au vitellus, est tout à fait nul chez la plupart des Platygasters, des plus rudimentaires chez certains d'entre eux (*Synopeas*). Il est, en tout cas, remplacé par un endoderme secondaire [1], dont l'origine paraît variable, suivant les types que l'on considère.

1 L'emploi des désignations d'*endoderme primitif* et d'*endoderme secondaire* pourra paraître discutable : il a uniquement pour but de faciliter la mise en parallèle des faits exposés avec ceux qui existent chez les autres Insectes à vitellus.

Chez les Platygasters à larves cyclopoïdes (*Synopeas*, *Trichacis*, *Inostemma*), ce n'est pas par délamination, suivant le processus classique admis par les auteurs chez les Hyménoptères parasites qu'il prend naissance ; mais il se réalise au moyen d'une invagination de la région dorsale correspondant au bile (Voir p. 519 et pl. XVII, fig. 17, 18 ; pl. XVIII, fig. 27, 29, 30, *ent*). Ce processus qui serait entièrement comparable à celui d'une gastrulation, s'il ne se produisait à un moment où le mésoderme a déjà commencé sa différenciation, donne naissance à l'entéron et l'orifice de l'invagination se ferme graduellement, en se comportant entièrement comme un blastopore. Quelle est maintenant la signification de ce curieux processus, réalisant d'une façon imprévue la constitution d'un organe qui se forme différemment chez les autres Insectes ? Il est bien certain que l'on ne peut faire actuellement à ce sujet que des hypothèses, que les découvertes futures pourront venir confirmer ou au contraire infirmer ; cette constatation toutefois ne me paraît pas constituer une raison suffisante pour renoncer à chercher une interprétation ou à établir des comparaisons. D'une part, on ne peut être que frappé de la similitude qui existe entre ce processus et celui par lequel prend naissance l'organe dorsal qui se forme chez un certain nombre d'Insectes et de Crustacés, et qui ne paraît être qu'une tentative ébauchée du même phénomène. On pourrait être tenté, d'autre part, d'admettre que ce processus marque un retour vers un mode de développement très ancien et antérieur aux Insectes à vitellus nutritif, mode de développement qui serait celui d'une gastrulation effective, à blastopore dorsal, devant se rencontrer chez des types d'Arthropodes ancestraux, libres, à développement explicite et dépourvus de vitellus. Il faut convenir toutefois que la façon dont se forme la gastrula chez les Crustacés ne semble guère en faveur de cette manière de voir, et, si on la rejette, on se trouve alors conduit à considérer le processus d'invagination du *Synopeas* comme une pseudogastrulation secondaire qui peut s'interpréter de la façon suivante : Chez les Insectes à vitellus, on peut dire avec Lécaillon

que l'œuf, à la fin de la segmentation, est déjà au stade gastrula ; la gastrulation effective n'a pas à se produire chez eux, parce que, par un phénomène d'abréviation, elle se trouve déjà implicitement réalisée, les cellules vitellines restées au centre représentant l'endoderme.

Au contraire, les Platygasters, à la fin de la segmentation, se trouvent au stade blastula et un processus, qui, s'il n'est pas morphologiquement homologue de la gastrulation explicite primitive, en est du moins l'équivalent mécanique, doit prendre naissance pour former l'endoderme et l'intestin moyen.

Il est à remarquer enfin que le mode de formation de cet endoderme secondaire se substituant à l'endoderme primitif ne s'écarte pas tant que l'on pourrait le supposer d'abord, de celui qui existe chez les Insectes Ptérygotes à vitellus. Chez ces derniers, en effet, l'endoderme secondaire se forme au moyen de deux ébauches distinctes, séparées sur toute la région dorsale par la masse du vitellus, (endoderme antérieur et endoderme postérieur de Carrière; ébauches stomodéale et proctodéale de l'intestin moyen de Heymons). Que le vitellus vienne maintenant à disparaître, comme cela se présente chez les Platygasters, et les deux ébauches qui n'étaient séparées que par ce vitellus se trouvent désormais réunies par suite du rapprochement au niveau du hile de la région céphalique et de la région caudale, et le processus de l'invagination dorsale pourra se réaliser.

Si la formation de l'intestin moyen par invagination dorsale est manifeste chez les Platygasters à larves cyclopoïdes que nous avons étudiés (*Synopeas rhanis, Trichacis, Inostemma*), il n'en est pas de même pour d'autres Platygasters à larves non cyclopoïdes (*P. ornatus*, *P. sp.* de *Cecidomyia œnophila*), chez lesquels tout semble se passer comme si l'endoderme se séparait par simple délamination. Contrairement à ce qui a lieu chez le Synopeas, ce serait alors la cavité de segmentation elle-même qui deviendrait celle de l'entéron et il y aurait donc là une différence considérable pour des types très voisins.

Pourtant, malgré toutes les apparences qui, pour tout observateur non prévenu, feraient certainement conclure à l'existence réelle d'une délamination chez *Platygaster ornatus*, je ne me crois pas en droit d'affirmer qu'un processus d'invagination dorsale semblable à celui du Synopeas, mais très précoce et très rapide, ne se rencontre pas encore ici, tout en étant masqué sous l'apparence d'un phénomène de délamination.

Quoi qu'il en soit à cet égard, nous savons par les travaux antérieurs et notamment par les recherches de Henneguy (1891) sur le *Smicra flavipes* que la séparation de l'endoderme par délamination se trouve effectivement réalisée chez des Hyménoptères parasites voisins de la famille des Platygasters.

De toute façon, nous nous trouvons donc en présence d'une opposition entre deux processus fondamentaux évolutifs très différents, invagination d'une part et délamination de l'autre, conduisant au même résultat chez des animaux ayant entre eux les affinités les plus étroites.

N'est-ce pas là un exemple probant, attestant l'importance très relative que l'on doit attribuer à la nature des processus évolutifs et en particulier à celle de la formation des feuillets, lorsque l'on veut mettre en lumière les affinités qui unissent entre eux les différents types organisés ?

FORMES LARVAIRES

(Fig. 6, page 524, fig. 7, p. 525)

Un grand nombre de Platygasters présentent dans leur évolution le phénomène de l'hypermétamorphose et ont une larve primaire cyclopoïde (Ganin).

Le bouclier céphalothoracique de la larve primaire cyclopoïde est formé des segments céphaliques et au moins du premier anneau thoracique. Cette larve est caractérisée par le très grand développement du segment mandibulaire. Le segment labial est aussi très développé sur la face ventrale. Les petites pièces chitineuses qui sont en-dessous de la bouche représentent les mâchoires, le labium et la ligule très

modifiés dans leur aspect (voir p. 523). Les appendices pédiformes du céphalothorax correspondent à la première paire de pattes.

La région abdominale comprend en moyenne 6 segments et se termine par une furca plus ou moins développée et à caractères variables suivant les espèces: l'abdomen est caractérisé par l'état d'évolution embryonnaire peu avancé et très incomplet auquel il se trouve (voir p. 531-533).

Les différences larvaires qui existent entre les diverses espèces de Platygasters sont souvent considérables et les caractères différentiels sont le plus souvent beaucoup plus marqués que chez les adultes; leur étude pourrait fournir de précieuses données pour la classification de ce groupe d'une étude si difficile.

Chez certains types tels que le *Platygaster ornatus* (pl. XXII et XXIII), la forme cyclopoïde est tout à fait absente et l'embryon passe insensiblement et sans métamorphose brusque à la forme annelée habituelle. Il esi important de remarquer que, dans ce cas, l'animal ne se dégage de son amnios qu'à un degré d'évolution notablement plus avancé que dans le cas des larves cyclopoïdes, et que cet amnios est remarquable lui-même par son très grand développement, par ses éléments multiples et par le rôle nutritif qui lui est dévolu. Restant plus tardivement à l'intérieur de l'œuf, l'Insecte n'a pas à passer par la forme cyclopoïde dont l'existence ne trouve sa raison d'être que dans la nécessité qui pousse l'animal, tout embryon qu'il est, à aller chercher sa vie en dehors de l'œuf, dans le milieu extérieur, qui est pour lui représenté par la cavité générale de l'hôte dans lequel il est confiné.

Les Platygasters à larve cyclopoïde peuvent être comparés, au point de vue de leurs métamorphoses, aux Crustacés pauvres en vitellus. De même que les Crustacés dont l'œuf est dépourvu de vitellus nutritif doivent sortir de cet œuf à un stade embryonnaire très peu avancé et revêtir la forme *Nauplius* pour aller chercher leur nourriture dans la mer, de même le Platygaster dont l'œuf est dépourvu de vitellus sort de cet œuf d'une façon très précoce sous la forme cyclo-

poïde pour chercher activement sa nourriture à l'intérieur du corps de la larve de Cécidomyie.

La larve cyclopoïde n'est en somme qu'un embryon libéré à l'intérieur de l'hôte et qui a transitoirement acquis une structure ou s'est muni d'organes lui permettant de vivre dans ce milieu.

Néanmoins, comme l'a très bien remarqué Ganin, toutes les particularités de structure de ces larves ne peuvent pas trouver leur raison d'être dans une adaptation fonctionnelle au milieu. S'il en était ainsi, on ne s'expliquerait pas les divergences si grandes qui existent entre des larves appartenant à des Insectes très voisins, bien que le milieu dans lequel ils évoluent soit semblable. La queue de la larve cyclopoïde ne peut guère être considérée comme un organe d'adaptation ; car on trouve un organe analogue chez les Crustacés Copépodes vivant dans l'eau et dans des conditions essentiellement différentes. On ne voit guère non plus la raison d'être de mandibules aussi démesurément développées que chez les larves de Platygaster, puisque ces animaux paraissent surtout s'en servir comme organes locomoteurs pour les faibles déplacements qu'ils accomplissent à l'intérieur de la larve de Cécidomyie.

L'adaptation fonctionnelle au milieu, dont le rôle est d'ailleurs incontestable, étant reconnue insuffisante pour rendre compte des particularités de structure des larves de Platygaster, on peut se demander si leur conformation n'est pas un rappel d'une forme larvaire ancestrale, de la forme Nauplius des Crustacés par exemple ; il est possible qu'une influence atavique semblable prenne une certaine part dans la détermination de la forme de la larve cyclopoïde ; il faut convenir, toutefois, que les homologies que nous avons exposées plus haut étant connues, la ressemblance entre le Nauplius et la larve cyclopoïde devient bien superficielle.

A notre avis, en dehors de l'adaptation fonctionnelle au milieu et de l'atavisme, deux causes contribuent surtout à donner aux larves des Platygasters leur forme caractéristique : la première réside dans l'état embryonnaire très peu avancé auquel l'animal doit vivre

d'une façon autonome et active, après avoir été libéré de ses enveloppes, et dans ce fait, qu'à ce stade, chez tous les Insectes, les segments antérieurs sont proportionnellement plus développés que les postérieurs. De là, la prédominance des segments céphaliques très élargis par rapport à ceux de l'abdomen ; de là aussi, sans doute, la forme bilobée de l'extrémité abdominale qui conduit à la réalisation de la fourche caudale. La seconde cause réside dans les conditions d'équilibre, variables suivant les espèces, auxquelles l'animal est soumis au moment où il réalise sa forme larvaire, et qui peuvent être comparées aux conditions qui déterminent la forme d'un cristal appartenant à une espèce chimique donnée. Telle espèce, ayant un protoplasma qui lui est propre et qui se trouve dans des conditions lui permettant de prendre un état d'équilibre stable, prendra une forme définie uniquement parce que cette forme réalise la condition d'équilibre qui lui convient dans le milieu habituel où elle se trouve. Pendant la phase d'arrêt représentée par le début de la période larvaire cyclopoïde, l'animal peut prendre cet état d'équilibre stable, et, suivant la nature spécifique de son protoplasma, il le réalise par des formes différentes. C'est seulement en accordant à ce dernier facteur une influence prépondérante que l'on peut s'expliquer les caractères différentiels si remarquables que prennent par exemple la furca et les différents appendices avec leurs denticulations chitineuses à disposition si variée. Car on chercherait en vain leur raison d'être dans une adaptation fonctionnelle au milieu [1].

Il resterait maintenant à rechercher pourquoi les Platygasters à larves cyclopoïdes (*Synopeas*, *Inostemma*, *Trichacis*), bien que plongés dans un milieu nutritif, sont forcés d'abandonner l'œuf, ou leurs enveloppes embryonnaires, à un stade si précoce et de revêtir une forme larvaire spécialement adaptée. On doit en rechercher la raison dans ce fait, qu'un être, qui prend par la multiplication et la

1 Ces caractères ayant leur raison d'être dans l'équilibre nutritif, pourraient être appelés caractères d'adaptation nutritive par opposition aux caractères d'adaptation fonctionnelle : ils sont la résultante morphologique des actes intimes de la nutrition dans des conditions données.

différenciation cellulaire une complication croissante, ne peut arriver pendant bien longtemps à se nourrir et à s'accroître par la simple voie des échanges qui se produisent au niveau de sa surface extérieure : il faut que notre parasite en voie de développement remplace le vitellus qui lui manque par l'ingestion alimentaire et, pour cela, il faut qu'il sorte des enveloppes dans lesquelles il se trouve enfermé, laissant derrière lui les barrières, telles que chorion, amnios ou kyste adventice, qui jusqu'ici avaient pu servir à le protéger ou même contribuer à sa nutrition, mais qui désormais ne peuvent plus qu'entraver son alimentation et empêcher le renouvellement du milieu nutritif.

Dans le cas des Platygasters à larves non cyclopoïdes et à développement larvaire direct (*P. ornatus*, pl. XXII, fig. 81), l'amnios formant une épaisse couche à éléments multiples prend pourtant un caractère tout spécial qui lui fait jouer sans doute le rôle d'un organe intermédiaire entre l'hôte et le parasite, ayant pour fonction d'élaborer d'une façon plus parfaite le milieu nutritif dans lequel se trouve plongé ce dernier. Aussi, dans de telles conditions, le Platygaster pourra rester plus longtemps dans ses enveloppes embryonnaires et poursuivre son développement d'une façon directe sans revêtir la forme d'une larve primaire très différente de la larve définitive.

Il convient d'ajouter que les interprétations qui précèdent sont données surtout dans le but d'établir un lien entre les faits présentés, ainsi que pour montrer la nature des problèmes qu'ils peuvent faire surgir. Car il est bien certain, que pour les justifier entièrement il faudrait connaître le mécanisme des échanges nutritifs ayant lieu entre l'hôte et le parasite, leurs réactions réciproques et la part exacte prise dans ces phénomènes par les enveloppes qui entourent l'embryon.

Chez les Platygasters à larves cyclopoïdes, le passage de la première forme larvaire à la deuxième s'effectue au moyen d'une mue ; cette mue est précédée d'une période pendant laquelle la larve cyclopoïde se gonfle et prend un aspect utriculaire (larve intermé-

diaire), par suite de l'accroissement des anciens organes et de la constitution des nouveaux qui appartiennent à la larve secondaire.

Le plus souvent, il y a à peine lieu de distinguer la troisième forme larvaire, décrite par Ganin, comme distincte de la deuxième ; car elle diffère peu de cette dernière ; elle est seulement plus évoluée, plus différenciée et l'on passe insensiblement de l'une à l'autre. La segmentation est beaucoup plus marquée dans la troisième forme que dans la deuxième.

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES

(Voir pour les détails l'étude du *Synopeas rhanis*, p. 530).

En parlant des feuillets, nous avons étudié l'origine de l'intestin moyen. Le proctodœum ne se forme que très postérieurement au stomodœum ; il est à peine ébauché chez la larve cyclopoïde (sillon proctodéal) et n'apparaît nettement constitué qu'au stade intermédiaire précédant la larve secondaire.

Le système nerveux n'existe pas encore chez la larve cyclopoïde, en tant que système distinct ; il est fusionné avec l'hypoderme et forme avec lui un tissu ectodermique indifférencié ; ce n'est qu'à la fin du stade cyclopoïde, lorsque la larve a pris l'aspect utriculaire, que j'ai désigné sous le nom de larve intermédiaire, que le système nerveux se sépare par délamination de l'hypoderme.

Le système circulatoire est nul chez la larve cyclopoïde et ne doit se constituer que très tardivement à la fin de l'évolution larvaire.

Les glandes salivaires (labiales), très développées, ne se forment qu'au stade intermédiaire et prennent naissance au niveau du premier segment thoracique, sous forme de deux invaginations ectodermiques distinctes, le canal impair ne se constituant que postérieurement.

C'est aussi pendant cette phase de transition que se constitue l'appareil respiratoire qui manque entièrement chez la larve cyclopoïde, et qui présente chez la larve secondaire un nombre réduit de stigmates (4 ou 5) ; ces organes sont encore infonctionnels dans la

deuxième forme larvaire, mais deviennent fonctionnels dans la troisième. Le troisième stigmate ou stigmate du segment médiaire reste imperforé et est remarquable par sa très grosse taille et ses caractères très particuliers.

Les cellules sexuelles apparaissent de très bonne heure dans la partie postérieure du sillon médian, ventral au moment où se différencie le mésoderme. Elles restent groupées jusque chez la larve cyclopoïde, en un massif médian impair, placé à la partie antérieure de l'abdomen et coiffant l'extrémité du sillon proctodéal. Elles se divisent ensuite en deux masses placées de chaque côté du proctodœum.

AMNIOS

L'enveloppe amniotique des Platygasters, toujours très différente de celle des autres Insectes, tant au point de vue de son origine que de sa conformation, se sépare dès le début de la segmentation[1]; la séparation des éléments qui doivent la constituer peut se faire dès les premières divisions (*Synopeas*, *Inostemma*, Platygaster de la Cécidomyie du Saule étudié par Ganin), ou bien ils peuvent ne s'isoler par délamination que lorsque la morula comporte déjà un certain nombre de cellules.

On peut distinguer chez les Platygasters trois types d'enveloppes amniotiques :

1er Type (Amnios membraneux). — Il est réalisé chez le *Synopeas rhanis* (pl. XVII, fig. 19) et est conforme au type que nous ont fait connaître les recherches antérieures. Il est représenté par une enveloppe de protoplasma qui entoure de toute part l'embryon et qui double à l'intérieur le chorion; dans cette enveloppe se trouvent des noyaux distribués en une seule couche et régulièrement espacés, qui restent peu nombreux et qui ne se multiplient pas pendant l'augmentation de volume de l'œuf; en revanche, ils acquièrent une très grande taille, tout en s'aplatissant et prennent une forme

1 L'origine serait même encore plus précoce, si les faits tout récemment signalés par Silvestri (1906) pour l'œuf d'un Chalcidien, le Litomastix, sont susceptibles de généralisation et cette enveloppe dériverait alors des globules polaires.

discoïdale. Cette forme d'amnios n'est vraisemblablement pas suffisamment adaptée à la nutrition de ce parasite pour le conduire bien loin dans son développement: ses éléments ne se multiplient plus et, malgré l'accroissement de volume de chacun d'eux, ils ne peuvent arriver à s'accroître d'une façon suffisante pour continuer à abriter l'embryon et pour remplir un rôle utile vis-à-vis de lui. Aussi, lorsque ce type d'amnios se trouve réalisé, l'embryon doit-il abandonner l'œuf de bonne heure : appelé à mener une vie indépendante et à prendre lui-même sa nourriture dans la cavité générale de l'hôte dans lequel il se trouve hébergé, il doit revêtir une livrée adaptée à cette vie nouvelle et prend alors la forme cyclopoïde.

2e Type (*Trophamnios*). — Il est réalisé chez le *P. ornatus* (pl. XXII et XXIII). Dans ce cas les éléments amniotiques dérivent à l'origine d'un noyau (*na*, fig. 74, 76, 77, 91) : c'est le *paranucleus*, qui prend une taille très supérieure à celle des autres, et qui, s'écartant progressivement du groupe formé par les noyaux embryonnaires, se porte à la périphérie, en même temps que toute la couche de protoplasma périphérique, dans laquelle il se trouve englobé, s'isole de la morula embryonnaire centrale pour constituer l'amnios.

Ce paranucléus, continuant à augmenter de taille, finit par devenir plus volumineux que l'embryon tout entier parvenu au stade blastula ; puis, plus tard, au moment où l'embryon se différencie, il subit une division multiple et simultanée et s'égrène en un essaim de petits nucléus. Tous ces noyaux s'entourent d'un protoplasma granuleux et continuent à se multiplier par division directe, en même temps que le plasma qui les englobe s'accroît et se divise en masses irrégulières (masses paraembryonnaires).

L'amnios forme ainsi autour de l'embryon une couche organisée très épaisse. Ce type d'amnios dont la figure 96 (pl. XXIII) donne un exemple remarquable, représente vraisemblablement une forme très bien adaptée à la nutrition de l'embryon, un organe jouant un rôle

semblable à celui qui est rempli par le trophamnios de l'*Encyrtus fusciçollis*. On ne peut du reste qu'être frappé de la similitude qui existe entre cette évolution et celle de l'œuf de l'Encyrtus, chez lequel le trophamnios naît également de la même manière d'un noyau géant ou paranucléus.

Dans le cas représenté par ce deuxième type, l'amnios s'accroissant d'une façon proportionnelle à l'embryon peut continuer à abriter pendant plus longtemps ce dernier et à remplir vis à vis de lui, d'une façon parfaite, son rôle d'intermédiaire pour établir les échanges nutritifs avec le milieu extérieur. Aussi, dans ce cas, l'embryon n'ayant plus besoin d'être libéré de bonne heure se dispense de revêtir la livrée de larve cyclopoïde et continue, en le parcourant d'une façon plus condensée et plus directe, son développement jusqu'au stade larvaire habituel.

3e Type (Amnios à pseudogermes). — Ce cas est celui des *Platygaster lineatus, P. Marchali, Trichacis remulus.*

L'évolution de l'amnios se présente, au début, avec des caractères intermédiaires à ceux des deux types précédents.

Il se désagrège ensuite de bonne heure et perd son individualité pour se dissocier, en donnant naissance aux pseudogermes (pl. XXIV, fig. 105), qui flottent de côtés et d'autres dans la cavité générale de la larve de Cécidomyie (fig. 108, *pg.*), continuent à y vivre, à y évoluer et à s'y multiplier par scission ou par bourgeonnement. Ces pseudogermes épars représentent morphologiquement un trophamnios dissocié dans le corps de l'hôte et devenu tout à fait indépendant du parasite. Il est fort possible que, même dans ces conditions, ces pseudogermes jouent un rôle dans la nutrition du Platygaster ; mais il semble toutefois impossible de leur accorder un rôle équivalent à celui du trophamnios du *P. ornatus*.

Dans ce cas encore, le développement ne peut être direct et l'embryon prend la forme d'une larve cyclopoïde, qui est pourtant moins différenciée que celle du *Synopeas*.

Signification de l'amnios. — En dehors du rôle physiologique

de l'amnios, qui, ainsi que nous venons de le voir, doit être en relation avec la nutrition de l'embryon, on peut se demander quelle est sa signification morphologique. D'après Ganin on ne pourrait l'assimiler à l'amnios ou à la séreuse des autres Insectes. Il est en effet certain qu'au premier abord son mode de formation paraît essentiellement différent de celui que l'on connaît pour les enveloppes embryonnaires, et que, de plus, sa séparation s'effectue d'une façon beaucoup plus précoce. Pourtant, étant donné le caractère d'accélération que la vie parasite imprime au développement, on peut admettre, comme le fait E. Perrier (1902), que ces différences ne tiennent qu'à un phénomène d'accélération embryogénique.

Pour ma part, j'étais porté à considérer cet amnios des Platygasters comme correspondant non seulement à la séreuse et à l'amnios des autres Insectes, mais encore aux cellules vitellines. C'est d'ailleurs à une conclusion semblable que M. Perrier a été conduit dans le rapport sur mes travaux qu'il a bien voulu présenter à la commission du prix Serres (**1902**, p. 1224).

Les cellules qui constituent ces trois formations (séreuse, amnios, éléments vitellins) ont en effet ce caractère commun d'être séparées et, en quelque sorte, éliminées pendant la segmentation, comme éléments inférieurs auxquels toute participation directe à la formation de l'embryon se trouve refusée, comme une sorte de *ballast* ne possédant pas à un degré assez élevé les propriétés du plasma germinatif. Ce ballast se sépare chez la plupart des Insectes d'une façon plus lente et plus tardive et se différencie sous les trois formes adaptatives — *séreuse, amnios, cellules vitellines,* — tandis que chez les Hyménoptères parasites, il se séparerait d'emblée et d'une façon très précoce sous la forme unique à laquelle le nom d'amnios a été attribué.

Je dois dire toutefois qu'un intéressant mémoire de Silvestri (**1906**), de publication toute récente et dont je n'ai pu prendre connaissance que lorsque le présent travail était déjà sous presse, laisse place pour une nouvelle interprétation. Silvestri, qui a étudié le développement polyembryonnaire de *Litomastix truncatellus*, a en effet reconnu

qu'il existe chez cette espèce une formation analogue au trophamnios de l'*Encyrtus fuscicollis* et qui tire son origine des globules polaires. Il n'est donc pas impossible que, chez les Platygasters eux-mêmes, l'enveloppe connue sous le nom d'amnios ait une semblable origine. Le fait, en tout cas, serait à vérifier.

Quoi qu'il en soit, et que l'on s'arrête à l'une ou à l'autre des deux interprétations qui viennent d'être exposées, on peut, d'après ce qui précède, considérer la formation de l'amnios comme un phénomène d'épuration de l'œuf, avec adaptation ultérieure des éléments éliminés aux nécessités physiologiques de l'embryon. De plus, les éléments constitutifs de l'amnios peuvent, de toute façon, être considérés comme formant une lignée très précoce de cellules sœurs des cellules embryonnaires, ayant pris son origine soit avant la segmentation de l'œuf, soit dès les premiers stades de cette segmentation. Ils peuvent, d'ailleurs, détenir encore, bien que d'une façon fort imparfaite, les propriétés du plasma germinatif. C'est pour cette raison que dans les trophamnios du *P. ornatus*, du *P. lineatus*, du *Trichacis remulus*, nous les voyons s'organiser en masses paraembryonnaires, ou en pseudogermes, dont la structure et l'évolution semblent indiquer une tendance vers un bourgeonnement analogue à celui des larves des Cestodes ou des Trématodes.

EXAMEN COMPARATIF DE L'ÉVOLUTION DE L'ŒUF CHEZ LES HYMÉNOPTÈRES PARASITES A DÉVELOPPEMENT MONOEMBRYONNAIRE ET CHEZ CEUX A DÉVELOPPEMENT POLYEMBRYONNAIRE

Dans les deux cas, le développement de l'œuf est caractérisé, dès les premiers stades, par la séparation de ses cellules en deux catégories différentes :

Les cellules de la première catégorie constituent les cellules embryonnaires ; elles restent groupées en une seule masse et constituent un embryon unique (développement monoembryonnaire habituel), ou bien se divisent en un nombre de groupes plus ou moins grand dont chacun évolue en un embryon distinct. (*Encyrtus fuscicollis*, *Polygnotus minutus*.)

Les cellules de la deuxième catégorie constituent les cellules de déchet qui forment l'amnios sous ses différentes formes. Les types divers de l'enveloppe amniotique peuvent, d'ailleurs, être ramenés à une origine commune et sont en relation avec des adaptations particulières. Parmi ces formes différentes de l'amnios, celle du trophamnios de l'*Encyrtus fuscicollis* (type à développement polyembryonnaire) trouve son correspondant dans le trophamnios du *P. ornatus* (type à développement monoembryonnaire) et il suffit de comparer les œufs de ces deux Insectes, lorsqu'ils sont l'un et l'autre au stade du paranucléus, pour être frappé de leur étroite similitude.

RÉACTIONS DÉTERMINÉES CHEZ L'HÔTE PAR LE PARASITE

Ou bien les œufs du parasite flottent librement dans la cavité générale, ne se fixant nulle part et ne provoquant pas de réaction manifeste des tissus ambiants : tel est le cas du *Synopeas* et du *P. lineatus*. Ou bien, au contraire, ils se fixent, soit à l'intérieur, soit à l'extérieur d'un organe et déterminent dans son voisinage des déformations et des réactions diverses, tout à fait comparables à celles que déterminent les Insectes gallicoles sur les tissus des végétaux : ce sont des multiplications ou des hypertrophies cellulaires, formant des kystes adventices, qui, dans certains cas, peuvent être assez considérables pour figurer de véritables galles animales internes (pl. XIX, fig. 47 ; pl. XX, fig. 50, 51, etc.)

Tandis que, chez l'*Encyrtus fuscicollis*, la réaction se traduit par une simple multiplication des cellules conjonctives ambiantes aboutissant à la formation d'un long kyste tubulaire, chez les Platygasters la réaction se traduit surtout par une augmentation de taille des éléments intéressés. L'exemple le plus frappant de ce phénomène se rencontre chez le *Trichacis remulus*, dont l'œuf s'entoure de cellules colossales (cellules géantes) formées aux dépens de l'enveloppe conjonctive de la chaîne nerveuse et peut-être aussi d'amibocytes qui viennent s'y annexer : il en résulte la formation de grands kystes sphériques, dont le nombre est équivalent à celui des

œufs qui ont été pondus par le Trichacis à l'intérieur de l'hôte, et qui sont suspendus sur les côtés ou à l'extrémité terminale de la chaîne nerveuse de la larve de Cécidomyie (pl. XIX, fig, 46, 47, 48).

L'*Inostemma piricola* détermine aussi des kystes énormes sur le cerveau de la larve de la Cécidomyie des Poires (pl. XXI, fig. 64); ces kystes sont surtout formés par la distension mécanique que produit l'embryon de l'Inostemma, en grossissant à l'intérieur du cerveau; mais on remarque en outre une hypertrophie considérable d'un certain nombre de noyaux voisins (*nk*) appartenant à la substance cérébrale de la larve de Cécidomyie (pl. XXI, fig. 64, et fig. 69).

Bien remarquables encore sont les kystes adventices qui entourent l'œuf du *Platygaster ornatus* et celui du *Platygaster sp.* de *Cecidomyia œnophila*. (pl. XXIII, fig. 91, 92, 93, 95.) On serait d'abord tenté de les considérer comme une partie intégrante de l'œuf, et avec leur apparence d'examnios, ils rappellent à ce point de vue le kyste adventice de l'Encyrtus. Ces kystes ne sont pourtant formés que par des amibocytes ou par des éléments mésodermiques, ayant perdu d'une façon plus ou moins complète leurs connexions avec les éléments voisins: ils ont englobé l'œuf du parasite, en se comportant d'une façon analogue à des phagocytes; mais l'œuf, résistant à leur attaque, a déterminé la réaction qui se manifeste par la taille géante de leur noyau et par l'hypertrophie du corps cellulaire tout entier.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1884. Ayers (H.). — On the Development of Œcanthus niveus and its parasite, Teleas. (*Memoirs of the Boston Society of Natural History*, III, nº 8. p. 261-281, pl. XXIII-XXV).

1897. Carrière (J.). — Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria*, Fabr.) im Ei (herausgegeben und vollendet von Prof. Dr. Otto Bürger). (*Abh. der Kaisert. Leop.-Carol. Deutschen Akad. der Naturfoscher; Nova acta;* LXIX, p. 255-419, pl. XIII-XXV).

1860. Forel (A). — Observations sur deux parasites de la Cécidomyie du Chou (*Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat.*, VII, n° 48, p. 39).

1869. Ganin (M.). — Beiträge zur Erkenntniss der Entwickelungsgeschichte bei den Insekten. (*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, XIX, p. 381-419, pl. XXX-XXXIII).

1891. Henneguy (L.-F.). — Contribution à l'embryogénie des Chalcidiens (*Bull. Soc. Philomathique*, 8e série, III, p. 164-167).

1904. Henneguy (L.-F.). — Les Insectes. (*Morphologie, reproduction, embryogénie.* Paris).

1904. Kieffer (J. J.) Les Proctotrypides (Spécies des Hyménoptères, XIX).

1906. Kieffer (J. J.). — Description de nouveaux Hyménoptères (Ann. Soc. Scient. de Bruxelles, XXX (1905-1906), p. 113-178, 19 fig.)

1892. Kulagin (N.). — Notice pour servir à l'histoire du développement des Hyménoptères parasites. (*Congrès international de Zoologie, 2e session, à Moscou*, 1re partie, p. 253-277).

Kulagin (N.). — Zur Entwicklungsgeschichte von *Platygaster instricator* (*Tageblat der Zoolog. Abtheilung. Lief 2.* (En russe). [Cité par Kulagin, 1898].

1898. Kulagin (N.). — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte von Platygaster. (*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, LXIII, p. 195-235; pl. X-XI).

1898. Lécaillon (A.). — Recherches sur l'œuf et sur le développement de quelques Chrysomélides. — Thèse. Paris. — (*Arch. d'Anat. microsc.*, II, p. 119-175 et p. 190-250, pl. VI et IX). [Pour les Hym. parasites, voir particulièrement les pages 174, 234 et 241].

1897. Marchal (P.). — Les Cécidomyies des céréales et leurs parasites. (*Annales Soc. Ent. Fr.*, LXVI, p. 1-105, pl. I-VIII).

1899. Marchal (P.). — Comparaison entre les Hyménoptères parasites à développement polyembryonnaire et ceux à développement monoembryonnaire (*C. R. Soc. Biologie*, LI, p. 711-713).

1900. Marchal (P.). — Notes biologiques sur les Chalcidiens et Proctotrypides. (*Ann. Soc. Entom. Fr.*, LXIX, p. 102-112).

1900*a*. Marchal (P.). — Sur un nouvel Hyménoptère aquatique, le *Limnodytes gerriphagus* n. gen., n. sp. (*Ann Soc. Entom. Fr.*, LXIX, p. 171-176, 2 fig.).

1904. Marchal (P.). — Sur la formation de l'intestin moyen chez les Platygasters (*C. R. Soc. Biol.*, LVI, p. 1091).

1866. Metschnikoff (Elias). — Embryologische Studien an Insecten. Leipzig. 112 pages, 10 planches. [Comprend un chapitre sur le développement du *Teleas*, p. 91-93, sans figures].

1871. Packard (A.). — The early stages of Ichneumon Parasites (*The American Naturalist*, V, 11 pages). [Analyse des travaux de Ganin et considérations générales].

1902. Perrier (E.). — Rapport sur le prix Serres. (*C. R. Ac. Sc.*, CXXXV, p. 1222-1229).

1902. Perrier (E.) et Gravier (Ch.). — La Tachygénèse ou accélération embryogénique — (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, 8e s, XVI, p. 133-371).

1906. Silvestri (F.) Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. I. Biologia del *Litomastix truncatellus* (Dalm.). — Portici.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XVII.

Synopeas rhanis.

Fig. 1. *Synopeas rhanis* très grossi, sur la face inférieure d'une feuille de *Spiræa Ulmaria*; en avant de lui se trouve une larve récemment eclose de *Cecidomyia ulmariæ* et autour de laquelle une galle commence à se développer ; c'est dans ces larves toutes jeunes que pond le *Synopeas*. 22 mai 1899. — Gr = 36.50. — En GN, le même Insecte grandeur naturelle.

2. Œuf de Synopeas avant la ponte et encore incomplètement développé ; *f*, follicule ; *p*, pédicule de l'œuf ; *gg*, globules graisseux. 24 mai 1898 ; acide osmique et picrocarmin. — Gr = 510.

3. Œufs du Synopeas avant la ponte, mais entièrement développés et prêts à être pondus ; *ap*, appendice d'aspect gélatineux se trouvant au pôle postérieur de l'œuf ; *p*, pédicule prolongeant le pôle antérieur de l'œuf. — Gr. = 510.

Fig. 4, 5, 6, 7, 8 et 9. Six stades successifs du développement de l'œuf du Synopeas après la ponte. Fixation légère par l'acide osmique, picrocarmin :

4. Stade de la segmentation à 2 noyaux. 26 mai 1898. Gr. = 510.

5. Stade de la segmentation à 3 noyaux. 26 mai 1898. Gr. = 510.

6. Stade de la segmentation à 4 noyaux : l'un d'eux, *ne*, entouré d'une zone claire formera en se multipliant les tissus de l'embryon ; les trois autres *na*, avec le protoplasme granuleux dans lequel ils sont plongés formeront l'amnios. Gr. = 510.

7. Stade plus avancé de la segmentation. On distingue une masse embryonnaire centrale avec 4 noyaux, *ne*, et un amnios *a*, qui commence à bien s'individualiser et dont les noyaux, *na*, se disposent autour de la masse embryonnaire centrale ; le pédicule *p* est accidentellement replié ; le chorion *ch* commence à se former. Gr. = 510.

8. Stade plus avancé que le précédent. Les cellules embryonnaires sont groupées de façon à réaliser la disposition d'une petite blatula *bl* ; au centre reste toutefois un reliquat de segmentation *v* qui contribue à former la masse vitelloïde. Lettres comme dans les figures précédentes. Gr. = 510.

Fig. 9. Stade plus avancé que le précédent ; *v*, reliquat de segmentation. Les cellules de la blastula (*bl*) se prolongent vers le centre en pyramides claires, qui, en se fusionnant avec le reliquat de segmentation, formeront la masse vitelloïde. Le chorion *ch* est très épaissi. — Gr. = 580.

Fig. 10. Œuf de Synopeas à un stade plus avancé que le précédent, mais moins grossi, sur lequel une légère compression a été exercée, de façon à rompre le chorion (*ch*) et l'amnios (*a*) et à énucléer la blastula qui s'y trouvait renfermée. La masse vitelloïde *v* est déjà bien indiquée avec ses vésicules claires séparées par un réseau granuleux ; *na*, noyaux de l'amnios, vus de face ou déplacés sous l'influence de la compression. — Gr. = 340.

Fig. 11, 12, 13, 14. Le même embryon de Synopeas, au début de sa formation et vu sous différentes faces. Le chorion et l'amnios, qui l'entouraient, de la même façon que l'embryon beaucoup plus avancé représenté fig. 19, n'ont pas été représentés. Cet embryon résulte de la transformation d'une blastula semblable à celle de la figure 10 ; *b*, stomodœum ; *g* gouttière primitive ; *sd*, sillon dorsal transversal (hile) ; *ce* extrémité céphalique ; *cd*, extrémité caudale ; *v*, masse vitelloïde. — 5 juillet 1903, observation faite dans le sérum artificiel. — Gr. = 159.

11. Embryon ci-dessus mentionné vu de profil.

Les lignes *AB*, *CD*, *EF*, indiquent les faces correspondantes aux trois autres figures (12, 13 et 14).

12. Le même embryon, vu suivant la face *AB* de la figure 11.

13. Le même embryon, vu suivant la face *CD* de la figure 11.

14. Le même embryon, vu suivant la face *EF* de la figure 11.

Fig. 15, 16, 17 et 18. Embryon de *Synopeas* plus avancé que le précédent et vu sous différentes faces. Le chorion et l'amnios, qui l'entouraient de la même façon que l'embryon plus avancé, représenté fig. 19, n'ont pas été représentés ; *b*, stomodœum ; *ent*, invagination dorsale du mésentéron ; *md*, ébauche de la mandibule ; *cd*, région caudale. — Juillet 1903, observation faite dans le sérum artificiel. — Gr. = 159.

15. Embryon ci-dessous mentionné, vu de profil.

16. Le même embryon, vu par la face ventrale.

17. Le même embryon, vu par la face dorsale ; on voit au niveau du hile, entre la région céphalique et la région caudale, la profonde invagination correspondant au mésentéron (*ent*) le stomodœum (*b*) se trouve sur la face opposée et n'est vu que par transparence.

18. Le même embryon, vu sous un angle un peu différent, de façon à montrer, outre la région dorsale, la partie antérieure de la région ventrale, avec les ébauches mandibulaires *md*. Le stomodœum *b* est vu seulement par transparence : il est surplombé par la région céphalique médiane.

Fig. 19. Œuf de Synopeas, contenant à son intérieur l'embryon, ayant déjà la forme bien indiquée de la larve cyclopoïde.

L'embryon est vu par la face dorsale et, suivant les rapports habituels, la partie caudale *cd* est repliée sur le dos. Le stomodœum *b*, le mésentéron *ent*, les mandibules *md*, qui sont sur la face opposée, sont vus par transparence et représentés en lignes pointillées ; les surfaces d'insertion dorsale *imm* des grands muscles mandibulaires *mm*, sont également représentées par des lignes pointillées ; *ch*, chorion ; *a*, amnios. — Gr. = 340.

PLANCHE XVIII

Synopeas rhanis

Fig. 20. Masse vitelloïde, à structure vacuolaire, remplissant la cavité de segmentation d'une grande blastula de Synopeas (Stade où commencent à apparaître le sillon primitif et le sillon transversal). Cette masse vitelloïde a été énucléée, par compression légère, hors de la blastula. La moitié seulement de cette sphère a été représentée. On voit les vacuoles claires *v*, séparées par un réseau granuleux, à l'intérieur duquel se trouvent les corpuscules chromatophiles *cc*. Acide osmique, picrocarmin. Gr. = 580.

Fig. 21. Larve cyclopoïde du Synopeas, vue par la face ventrale et libérée de ses enveloppes : *at*, antenne ; *b*, bouche, au-dessous de laquelle on voit les denticulations chitineuses de la lèvre inférieure et de la ligula ; *md*, mandibules ; *mm*, muscles mandibulaires ; *f*, furca terminant l'abdomen ; *p*, appendices pédiformes ; *ep*, appendices en épaulettes. Gr. = 100.

Fig. 22. Larve cyclopoïde semblable à la précédente, mais vue de profil. Lettres comme dans la figure 21. Gr. = 100.

Fig. 23. Partie antérieure, très grossie, d'une larve de *Synopeas rhanis* ; *at*, antenne ; *b*, bouche ; *md*, mandibules ; mx^1, tubercules avec dents chitineuses paraissant correspondre aux mâchoires de la 1re paire ; mx^2 lèvre inférieure ; *lig.*, ligule séparée de la précédente par une fossette profonde, *fo*. Gr. = 240.

Fig. 24. Larve cyclopoïde, gonflée pour se transformer en larve secondaire (larve intermédiaire), vue de profil ; *ce*, lobes cérébraux ; *bv*, bande ventrale, formée par l'ectoderme épaissi et des éléments mésodermiques indifférenciés ; *gn*, ébauche génitale ; *spr*, sillon proctodœal ; *pr*, proctodœum ; *ent*, mésentéron ; les autres lettres comme dans les figures précédentes. Gr. = 159.

Fig. 25. Larve cyclopoïde, à peu près au même stade que le précédent, mais vue par la face dorsale et moins grossie ; lettres comme dans les figures précédentes. Gr. = 100.

Fig. 26. Larve de *Cecidomyia ulmariæ*, contenant, à son intérieur, 4 œufs de *Synopeas rhanis*, au stade grande blastula. Gr. = 50 environ.

Fig. 27. Coupe longitudinale d'un embryon de Synopeas au stade où se trouve l'invagination dorsale du mésentéron *ent* ; *b*, dépression buccale ; *ec*, ectoderme, *mes*, mésoderme ; *v*, masse vitelloïde. Gr. = 159.

Fig. 28. Coupe transversale un peu oblique, orientée, à peu près, suivant la ligne A B de la figure 27 ; le segment supérieur de la figure correspond à la partie antérieure, cephalothoracique de l'embryon ; le segment inférieur correspond à la partie abdominale (capuchon caudal). L'espace vide, qui se trouve entre les deux, correspond à l'entrée du mésentéron ; *ec*, ectoderme ; mes^1, mésoderme de la partie antérieure ; mes^2, mésoderme de la partie postérieure et ébauche génitale. — Gr. = 159.

Fig. 29. Treize coupes transversales d'un embryon de *Synopeas rhanis*, choisies dans une série complète et se succédant d'avant en arrière. L'embryon est au stade où se forme l'invagination dorsale du mésentéron *ent*, (voir planche XVII, fig. 15, 17, 18) ; *bv*, bande ventrale formée par l'ectoderme épaissi et des éléments mésodermiques indifférenciés. — 7 juillet 1903. — Gr. = 159.

A, 4e coupe ; *b*, bouche.

B, 7e coupe ; *st*, stomodœum.

C, 11e coupe ; *st*, stomodœum.

D, 16e coupe ; *md*, mandibule ; *mm*, muscles adduct. de la mandibule

E, 21e coupe; *md*, base de la mandibule ; *mm*, muscles adduct. de la mandibule ;

F, 24e coupe; *ent*, invagination du mésenteron ; *bv*, bande ventrale ; *mm*, muscles adduct. de la mandibule ;

G, 28e coupe; idem.

H, 30e coupe; *v*, masse vitelloïde occupant la cavité de segmentation primitive; les autres lettres comme précédemment.

I, 35e coupe; idem.

J, 37e coupe; idem.

K, 40e coupe; *c*, partie caudale de l'embryon.

L, 49e coupe;

M, 50e coupe.

Fig. 30. Trois coupes transversales d'un embryon de *Synopeas rhanis*, faisant partie d'une même série et se succédant d'avant en arrière. L'embryon, un peu plus avancé que le précédent, est encore au stade de l'invagination dorsale du mésentéron; mais l'orifice est devenu beaucoup plus étroit et ne tardera pas à se fermer. 10 sept. 1897. Gr. = 159.

A, 9e coupe ; *md*, mandibules; *st*, stomodœum; on continue à suivre sa lumière jusqu'à la 14e coupe ; sur la 16e (voir ci-dessous) et la 17e on a affaire à un cylindre plein ; sur la 18e commence la lumière du mésentéron,

B, 16e coupe ; *mm*, muscles mandibulaires; *bv*, bande ventrale (ectodermique et mésodermique) ; *c*, extremité de la région caudale (repliée dorsalement).

C, 24e coupe ; *ent*, mésentéron avec son orifice d'invagination dorsal ; cet orifice s'ouvre sur la coupe précédente et se ferme quelques coupes plus loin; un peu plus loin, on voit encore la région caudale *c* se réunir avec le reste du corps; *bv*, bande ventrale; *mes*, mésoderme; *mm*, muscles mandibulaires ; *v*, masse vitelloïde.

Fig. 31. Trois coupes transversales d'une larve cyclopoïde de *Synopeas rhanis* faisant partie d'une même série et se succédant d'avant en arrière. La larve cyclopoïde a hiverné à l'intérieur de la larve de Cécidomyie et présente déjà un développement avancé; 8 mars 1903. Gr. = 159.

A. (Le numéro d'ordre de cette coupe est inconnu, la série étant incomplète dans sa partie antérieure) ; *ce*, cerveau (invagination protocérébrale); *ec*, ectoderme (contenant l'hypoderme et le système nerveux ventral non encore différenciés) ; *ent*, mésentéron ; *mes*, mésoderme; *md*, mandibule; *mm*, muscles mandibulaires.

B. 29e coupe après la précédente ; *pa*, patte thoracique; *mv*, muscles ventraux.

C. 48e coupe après la coupe A, portant sur la région abdominale; *ec*, ectoderme ; *mes*, mésoderme ; *gn*, cellules génitales ; *spr*, sillon proctodœal ; *mv*, muscles ventraux.

Fig. 32. Larve de *Cecidomyia ulmariæ* contenant la larve secondaire du *Synopeas rhanis*. La larve du parasite (*l*) se détache en clair au milieu des tissus plus opaques de l'hôte; le sac gastrique (mésentéron) de la larve secondaire est vivement coloré en jaune ; *d*, dépouille abandonnée au moment de la mue de la larve cyclopoïde et reconnaissable aux deux grands crochets mandibulaires; *ss*, spatule sternale de la larve de Cecidomyie. — Gr. = 36.5.

Fig. 33. Partie antérieure de la larve secondaire du *Synopeas rhanis*; *l*, lâbre, au-dessous duquel on voit la bouche réniforme ; *md*, mandibule ; *os*, orifice des glandes salivaires. Gr. = 36.5.

PLANCHE XIX.

Synopeas rhanis (34-41) et *Trichacis remulus*.

Dans la plupart des figures relatives au *Trichacis remulus*, l'œuf de ce parasite a été conventionnellement teinté en rose.

Fig. 34-41. Coupes transversales d'une larve intermédiaire de *Synopeas rhanis* faisant partie d'une même série et se succédant d'avant en arrière. — 4 avril 1905 (la larve a hiverné). La larve intermédiaire peut être considérée comme la larve secondaire en voie de formation, mais encore entourée de la cuticule de la larve cyclopoïde. — Gr. = 159.

34. 18e coupe; *cut*, cuticule de la larve cyclopoïde; *md*, mandibules de la larve cyclopoïde (réduites à la cuticule); *mx*², lèvre inférieure (cuticule) de la larve cyclopoïde; *cer*, ébauche du protocérébron avec sa cavité d'invagination; *at*, ébauche du tritocérébron et ébauche antennaire; *ent*, mésentéron.

35. 25e coupe; *md*, mandibule de la larve cyclopoïde; *md*². mandibule de la larve secondaire; *mm*, muscles mandibulaires en partie dégénérés ; *hy*, hypoderme; *sn*, partie antérieure de la chaîne nerveuse ventrale (début de la masse sous-œsophagienne), encore incomplètement séparée de l'hypoderme et des tissus voisins; *tr*, tronc trachéen latéral.

36. 54e coupe; *sn*¹, 1er ganglion thoracique bien isolé de l'hypoderme et des tissus voisins; sur les coupes qui précédaient on pouvait voir les connectifs qui le relient à la masse sous-œsophagienne ; *p*¹, histoblastes correspondant à la première paire de pattes; *mes*, tissus mésodermiques ; *st*, ébauche stigmatique; *gs*, glande salivaire ; autres lettres comme dans les figures précédentes.

37. 93e coupe; *sn*⁵, 5e ganglion après la masse sous-œsophagienne (2e ganglion abdominal) ; *gs*, glande salivaire ; *pr*, partie antérieure dilatée du proctodœum; *tm*, ébauche des tubes de Malpighi; les autres lettres comme dans les figures précédentes.

38 101e coupe; *sn*⁶, 6e et dernière masse ganglionnaire de la chaîne ventrale, se fusionnant en arrière avec l'hypoderme, (voir figures suivantes); *pr*; proctodœum (région intermédiaire rétrécie) ; *gn*, ébauche génitale; les autres lettres comme dans les figures précédentes.

39. 110e coupe; *bv*, bande ventrale formée par un épaississement ectodermique indifférencié et faisant suite à la chaîne ganglionnaire; *pr*, région postérieure dilatée du proctodœum; les autres lettres comme dans les figures précédentes.

40. 111e coupe; *spr*, sillon proctodéal, continuant le proctodœum en arrière.

41. 119e coupe (l'une des dernières); *spr*, sillon proctodéal.

Fig. 42. Œufs du *Trichacis remulus* avant la ponte; coloration prolongée au picro-carmin, après acide osmique. — 25 mars 1903. — Gr. = 510.

Fig. 43. Extrémité postérieure d'un système nerveux (*sn*) d'une très jeune larve de *Cecidomyia destructor*, présentant, à son extrémité postérieure, un œuf de *Trichacis remulus* ; *k*, gaine conjonctive de la chaîne nerveuse aux dépens de laquelle va se constituer le kyste adventice ; *emb*, cellule

embryonnaires groupées en une morula; *a*, amnios avec gros noyaux amniotiques *na*. — Gr. = 510.

Fig. 44. Partie postérieure d'une jeune larve de Cécidomyie destructive dont le système nerveux présente, suspendus à son extrémité postérieure, 4 œufs (*o*) de *Trichacis remulus* : les embryons sont, dans ces œufs, au stade blastula ; dans le sac gastrique (*sg*) de la larve de Cécidomyie, il y a, en outre, 3 œufs (*op*) de *Polygnotus minutus* ; *ad*, tissu adipeux. Gr. = 159.

Fig. 45. Vue par transparence, sur une jeune larve de Cécidomyie destructive vivante, d'un œuf de *Trichacis remulus* (*o*) dans la chaîne nerveuse *sn* de son hôte. Cet œuf est le même que celui qui est représenté à la partie inférieure des figures 46 et 46*a* : *ami*, amibocytes ; *k*, kyste adventice en voie de formation ; *a*, amnios ; *bl*, embryon au stade blastula ; *ad*, tissu adipeux de l'hôte ; *cg*, cellules du sac gastrique de l'hôte. Gr. = 340.

Fig. 46. Chaîne nerveuse complète (*sn*) d'une jeune larve de Cécidomyie destructive ; le cerveau occupe la partie supérieure de la figure. Cette chaîne contient deux œufs de *Trichacis remulus*. Voir pour les détails la figure suivante (46[a]). Gr. = 100.

Fig. 46[a]. Partie moyenne d'une chaîne nerveuse d'une jeune larve de Cécidomyie destructive (représentée en totalité sur la figure 46), contenant deux œufs de *Trichacis remulus*. Ces deux œufs sont au stade blastula ; l'inférieur se trouve à un degré d'évolution plus avancé et a déjà été représenté sur le vivant et par simple transparence sur la figure 45, il est entouré du côté externe par des cellules conjonctives ou des amibocytes fixés (*k*) qui formeront le kyste adventice. L'œuf supérieur, le plus jeune, est encore complètement entouré par la substance nerveuse. — *bl*, blastula embryonnaire ; *a*, amnios ; *na*, noyaux amniotiques. — Préparation faite par dissection et isolement de la chaîne nerveuse dans l'eau osmiquée et coloration par le picrocarmin ; les blastulas toutefois, très distinctes sur les échantillons vivants et devenant indistinctes sur les préparations fixées, ont été représentées d'après les données fournies par le vivant. Les œufs sont vus en coupe optique. 22 avril 1902. Gr. = 340.

Fig. 47. Chaîne nerveuse (*sn*) d'une larve de Cécidomyie destructive plus âgée que la précédente avec deux kystes occupés par l'œuf (*o*) du *Trichacis remulus* : l'un *k*, placé vers le milieu de sa longueur, l'autre *k'* suspendu à son extrémité postérieure ; *gc*, gaîne conjonctive de la chaîne nerveuse, se prolongeant sous forme de pédicule avec le kyste adventice *k'*. — Voir pour les détails la figure suivante (47[a]). Gr. = 100.

Fig. 47[a]. Partie postérieure plus grossie de la chaîne nerveuse précédente avec le kyste *k* qui se trouve appendu à son extrémité. Gr. = 340.

Fig. 48. Kyste de *Trichacis remulus* (*k*) suspendu à l'extrémité postérieure du système nerveux d'une larve de Cécidomyie destructive ; stade plus avancé que les précédents ; l'œuf du Trichacis, entouré de son kyste adventice (*k*), est représenté en coupe optique ; il est limité par un contour sombre, réfringent ; *emb*, embryon (les cellules de la blastula se sont multipliées et se sont disposées sur plusieurs couches) ; *na*, noyaux amniotiques plongés dans la couche de plasma de l'amnios ; *gc*, gaîne conjonctive de la chaîne nerveuse se continuant avec le kyste adventice sous forme de pédicule. Gr. = 340.

PLANCHE XX

Trichacis remulus (fig. 49-55) et *Inostemma piricola*.

Fig. 49. Larve de *Cecidomyia avenæ*, vue par transparence et présentant un kyste assez avancé, de *Trichacis remulus* (*k*) suspendu à l extrémité postérieure de la chaîne nerveuse (*sn*) par un long et grêle pédicule conjonctif (le même a été représenté plus grossi en *gc* sur la figure 50). En outre, un œuf polyembryonnaire de *Polygnotus minutus* (*op*) se trouve dans le sac gastrique de la même larve ; *ad*, lobes adipeux. Les œufs des deux parasites sont conventionnellement teintés en rose; le sac gastrique de la larve de Cécidomyie présente réellement la teinte verte indiquée sur la figure. Gr. = 20.

Fig. 50. Le même kyste de *Trichacis remulus* que celui qui est représenté sur la figure 49, plus grossi, mais également vu par transparence, sur l'animal vivant et dans les mêmes rapports ; *sn*, chaîne nerveuse de la larve de Cécidomyie ; *gc*, pédicule du kyste, formé par la gaine conjonctive prolongée de la chaîne nerveuse précédente ; *k*, kyste adventice entourant l'œuf du *Trichacis remulus*. Celui-ci a beaucoup augmenté de volume et contient un embryon (*emb*), chez lequel la forme de la larve cyclopoïde est déjà bien indiquée ; *a*, amnios, peu distinct sur les préparations vues par simple transparence. Gr. = 100.

Fig. 51. Kyste de *Trichacis remulus*, dont les cellules géantes (*k*) sont beaucoup plus développées que dans le kyste précédent et qui pourtant contient un embryon (*emb*) notablement moins avancé (peut-être ce dernier est-il arrêté dans son développement par suite de la réaction trop vive de l'hôte) ; *a*, amnios avec ses noyaux amniotiques *na* ; à sa limite extérieure on voit le contour sombre et réfringent de l'œuf du parasite. Gr. = 340.

Fig. 52. Coupe réelle longitudinale, légèrement oblique, d'un œuf de *Trichacis remulus* entouré de son kyste (*k*), au stade de l'invagination dorsale du mésentéron : *a*, amnios; *ce*, extrémité céphalique de l'embryon ; *cd*, extrémité caudale ; *ent*, mésenteron, communiquant avec la cavité amniotique par un orifice dorsal ; quelques coupes plus loin, on voyait la cavité de ce mésentéron se mettre en relation avec l'orifice buccal dans la région *ce* ; il est donc à ce stade en communication avec la cavité amniotique par deux orifices ; mais l'orifice de l'invagination dorsale ne tardera pas à se fermer. Gr. = 340.

Fig. 53. Larve cyclopoïde de *Trichacis remulus*, vue par la face ventrale ; *b*, bouche; *at*, antenne ; *md*, mandibule ; *pa*, patte ; *spr*, sillon proctodéal (dorsal, mais vu par transparence); *gn*, ébauche génitale vue par transparence. On voit encore, au-dessous de la bouche, la lèvre inférieure et la ligule, et enfin le sac gastrique visible par transparence. Gr. = 100.

Fig. 54. Larve intermédiaire de *Trichacis remulus*, succédant à la précédente après quelques stades de transition. Lettres comme dans la figure précédente. L'organisation de la larve secondaire (notamment les glandes salivaires *gs*) est visible au travers de la cuticule de la larve cyclopoïde ; le sac gastrique a pris une très grande extension. On trouvera un stade de transition entre celui-ci et celui de la figure 53 représenté dans mon mémoire sur les Cécidomyies des céréales (1897), pl. VII, fig. 43. — Dans le même mémoire se trouve représenté le stade suivant correspondant à la larve secondaire (fig. 45 et 46). Gr. = 63.

Fig. 55. Pseudogerme provenant de la désagrégation de l'amnios, après la libération de la larve cyclopoïde du *Trichacis remulus*. Coupe réelle. Gr. = 510.

Fig. 56. Œuf de l'*Inostemma piricola* avant la ponte ; *ap*, prolongement sétiforme terminant le pôle postérieur. Gr. = 510.

Fig. 57. Bouton de Poirier très grossi (5 fois environ), ouvert artificiellement, par écartement forcé des sépales et des pétales, pour montrer les œufs disposés par amas de la Cécidomyie des poires (*Diplosis pirivora*). On voit sur cette figure deux amas de ces œufs (*o*), colorés en jaune, l'un sur la face interne d'un pétale, l'autre sur un pistil. C'est dans ces œufs que pond l'Inostemma, aux premiers jours d'avril.

Fig. 58. Œuf de *Diplosis pirivora*, dans lequel l'œuf de l'*Inostemma piricola* est déposé ; *cp*, cellules polaires. Gr. = 100.

Fig. 59. Œuf de l'*Inostemma* (*o*), en place dans le cerveau d'une très jeune larve de *Diplosis pirivora* ; coupe réelle ; on distingue deux noyaux dont l'un *ne* est destiné à former les noyaux embryonnaires, tandis que l'autre *na* formera ceux de l'amnios. Autour du cerveau on voit le tissu adipeux *ad*. Gr. = 750.

Fig. 60. Coupe d'un cerveau de larve de *Diplosis pirivora*, contenant deux œufs d'*Inostemma piricola*, l'un beaucoup plus jeune et plus petit que l'autre ; *emb*, ébauche embryonnaire ; *na*, gros noyaux amniotiques (paranucléus) ; *nk*, noyaux de la substance cérébrale de l'hôte, modifiés et hypertrophiés sous l'influence des parasites. Gr. = 750.

Fig. 61. Coupe d'un cerveau (*cer*) de larve de Diplosis pirivora, contenant un œuf d'*Inostemma piricola*, à un stade un peu plus avancé que le précédent ; *emb*, embryon ; *a*, amnios ; *nk*, noyaux de la substance cérébrale modifiés et hypertrophiés. — Outre le cerveau, on voit sur cette coupe quelques tissus ou organes voisins : *ad*, tissu adipeux ; *gs*, glande salivaire. Gr. = 340.

PLANCHE XXI

Inostemma piricola (suite)

Fig. 62. Coupe d'un cerveau de *Diplosis pirivora* contenant deux œufs d'*Inostemma piricola*, dont un au moins (le supérieur) est à un stade plus avancé que celui de la figure 61, et contient un embryon ayant la forme blastula ; *a*, amnios ; *nk*, noyaux de la substance cérébrale modifiés et hypertrophiés sous l'influence des parasites. Gr.=510.

Fig. 63. Corymbe de Poirier dans les boutons duquel sont en train de pondre une Cécidomyie [*Diplosis pirivora* (*c*)], et un *Inostemma piricola (i)*, 4 avril 1902. Grandeur naturelle.

Fig. 63a. Inostemma très grossi, pondant dans un bouton de Poirier ; sa longue tarière s'insinuant entre les pétales va à la recherche des œufs déposés par la Cécidomyie. Gr.=24.

Fig. 64. Système nerveux d'une larve de *Diplosis pirivora*, avec quatre kystes d'*Inostemma* développés dans les lobes cérébraux ; ces kystes arrivés à maturité contiennent des larves cyclopoïdes d'Inostemma ; leur amnios est en partie dissocié. Gr.=100.

Fig. 65. Système nerveux d'une larve de *Cecidomyia œnophila*, avec deux kystes d'*Inostemma sp.* appendus chacun à un lobe cérébral. Gr.=100.

Fig. 66. Bouche et région sous-buccale de la larve cyclopoïde de l'Inostemma de *Cecidomyia œnophila* ; *md*, mandibule. — Gr.=350.

Fig. 67. Larve cyclopoïde de l'*Inostemma piricola; at*, antenne; *b*, bouche; *md*, mandibule; *pa*, patte. Gr. = 159.

Fig. 68. Partie antérieure d'une larve de *Diplosis pirivora*, observée vivante et montrant par simple transparence 2 œufs (*o*) *d'Inostemma piricola*, chacun étant placé dans un lobe cérébral (*cer*); *oc*, tache oculaire; *ad*, tissu adipeux; *gs*, glande salivaire. 21 mai 1902. — Gr. = 36.5.

Fig. 69. Coupe dans la région cérébrale d'une larve de *Diplosis pirivora*, parasitée par l'Inostemma. Au cerveau *cer*, se trouvent annexés deux kystes formés aux dépens de la substance cérébrale elle-même et avec noyaux hypertrophiés, *nk;* à l'intérieur de ces kystes on voit, entourés de leurs amnios *a*, les embryons parasites *emb*, déjà avancés dans leur développement; *mes*, mésoderme de l'embryon parasite; *ent*, mésentéron de l'embryon parasite; *ad*, tissu adipeux de l'hôte; *gs*, glande salivaire de l'hôte. Gr. = 450.

PLANCHE XXII

Inostemma piricola (*70-71*) et *Platygaster ornatus*

Fig. 70. Larve intermédiaire d'*Inostemma piricola* vue de profil; *at*, antenne; *md*, mandibule; *pa*, patte; *ac*, arcs chitineux; *bv*, bande ventrale; *ent*, mésentéron; *gs*, glande salivaire; *pr*, proctodœum. Gr. = 159.

Fig. 71. Même larve vue de face; lettres comme dans la figure précédente. Gr. = 159.

Fig. 72. Œufs de *Platygaster ornatus* avant la ponte. Gr. = 510.

Fig. 73. Œuf de *P. ornatus*, peu de temps après la ponte dans une très jeune larve de *Cecidomyia ulmariæ*. Gr. = 510.

Fig. 74. Œuf de *P. ornatus* (*o*), à un stade plus avancé et déjà entouré d'un kyste adventice (*k*), fixé aux organes de l'hôte; *emb*, noyaux embryonnaires; *na*, noyau amniotique (*paranucléus*); *nk*, noyaux du kyste. Tout, sauf les noyaux du kyste, a été représenté en coupe optique. Gr. = 340.

Fig. 75. Extrémité antérieure d'une jeune larve de *Cecidomyia ulmariæ*, contenant un œuf de *Platygaster ornatus* (*o*), à peu près au stade de la figure 77. Le kyste adventice est presque invisible sur les individus vivants vus par transparence; au contraire le contour de l'œuf, sombre et refringent, ainsi que la blastula embryonnaire sont bien distincts. Gr. = 135.

Fig. 76. Œuf de *P. ornatus* (*o*), un peu plus avancé qu'au stade de la figure 74. Le kyste adventice (*k*), longuement pédiculé, est fixé à l'une des glandes salivaires (*gs*) de la Cécidomyie; *bl*, embryon à l'état de blastula; *a*, amnios; *na*, noyau amniotique (*paranucléus*); *nk*, noyaux du kyste adventice; Tout, sauf le paranucléus et les noyaux du kyste, a été représenté en coupe optique. Gr. = 340.

Fig. 77. Stade plus avancé que le précédent. Division multiple du paranucléus (*na*). Gr. = 340.

Fig. 78. Stade plus avancé que le précédent; fragmentation du paranucléus en noyaux amniotiques très nombreux sur cet individu. Gr. = 340.

Fig. 79. Stade plus avancé que le précédent. La forme du corps de l'embryon (*emb*), commence à s'indiquer; *ce*, extrémité céphalique; *cd*, extrémité caudale; les deux extrémités sont séparées par le hile ou sillon dorsal, *sd*; *b*, dépression correspondant au stomodœum. Les noyaux amniotiques se groupent par masses dans un protoplasme granuleux pour constituer les masses paraembryonnaires *par*. Autres lettres comme dans les figures précédentes. Gr. = 340.

Fig. 80. Stade plus avancé que le précédent. L'embryon, vu de profil, a une forme plus allongée et est plus différencié ; la bouche (*b*) n'est séparée du mésentéron (*ent*) que par une faible épaisseur ; autour du mésentéron apparaît une couche épithéliale qui commence à se différencier ; *g*, gouttière primitive ; autres lettres comme dans la figure précédente. Gr. = 340.

Fig. 80a. Même embryon que celui de la figure 80, mais vu par la face ventrale ; *b*, bouche ; *ent*, mésentéron ; *g*, gouttière primitive ; *sd*, sillon dorsal, supposé vu par transparence et séparant sur le dos l'extrémite céphalique de l'extrémité caudale.

Fig. 80b. Même embryon vu par le pôle aboral.

Fig. 81. Stade notablement plus avancé que celui de la figure 80. L'épithélium du mésentéron (*ent*) est bien isolé des tissus ambiants. Lettres comme dans les figures précédentes. Les lignes *x* et *y* correspondent aux directions suivant lesquelles sont orientées les coupes représentées fig. 87 et 88. Gr. = 340.

PLANCHE XXIII

Platygaster ornatus (fig. 82-89) et *Platygaster sp.* de *Cecidomyia œnophila*

Fig. 82. *Platygaster ornatus.* — Stade encore plus avancé que celui de la figure 81, mais à un grossissement moindre. Le mésentéron ou sac gastrique est entièrement différencié et en relation avec la cavité buccale ; le kyste adventice (*k*), dégénéré, est très réduit et prêt à être rompu. Gr. = 100.

Fig. 83. Larve de *Platygaster ornatus*, dégagée de ses enveloppes et après l'hivernation (15 mars 1901) ; *cer*, lobes cérébraux ; *l*, lâbre ; *mp*, muscles dilatateurs du pharynx ; *ph*, pharynx, vu par transparence en coupe optique et dont les parois sont accolées à l'état de repos ; *md*, mandibules ; *ogs*, orifice du canal excréteur des glandes salivaires, débouchant au niveau de la ligule saillante en avant et au-dessous de la lèvre inférieure ; *sn*, chaîne nerveuse ventrale ; *pr*, proctodœum ; *gn*, ébauche génitale ; Th^1, Th^2, Th^3, segments thoraciques ; le segment Th^1 est fusionné ventralement avec le segment de la lèvre inférieure (segment double de Carrière) ; A^1, A^2, etc, segments abdominaux ; st^1 — st^4, stigmates ; *gs*, glandes salivaires ; *dd*, muscles droits dorsaux ; il y a un espace libre impair et median *m* entre les muscles droits dorsaux de chaque côté ; *old*, muscles obliques latéro-dorsaux ; *olv*, muscles obliques latéro-ventraux ; *lev*, muscles latéraux en éventail ; *œn*, groupes d'œnocytes. Gr. = 100.

Fig. 84. Larve semblable à la précédente, mais vue par la face ventrale. Lettres comme dans la figure précédente. Gr. = 100.

Fig. 85. Coupe réelle d'un œuf de *Platygaster ornatus*, entouré de son kyste *k* et se trouvant à peu près au stade de la figure 79. — La coupe portait sur une larve entière de Cécidomyie parasitée ; mais l'œuf du parasite et son kyste ont seuls été représentés. La division du paranucléus (*na*) est moins avancée que sur la figure 79 ; *a*, amnios ; *nk*, noyaux du kyste adventice. Gr. = 510.

Fig. 86. Partie d'une coupe analogue à la précédente : division multiple et dissociation du paranucléus dans l'amnios. Gr. = 510.

Fig. 87. Coupe réelle d'un œuf de *Platygaster ornatus*, se trouvant à peu près au stade de la figure 81 ; coupe coronale, orientée à peu près suivant la direction indiquée par la ligne *x*, sur la fig. 81 ; *a*, amnios ; *ent*, mésentéron encore séparé de l'extérieur par une sorte de bouchon amorphe ; *mes*, méso-

derme ; *ec*, ectoderme épaissi sur la région médio-ventrale et contenant en puissance le système nerveux ventral ; *par*, masses paraembryonnaires. Gr. = 159.

Fig. 88. Autre coupe de la même série que celle qui précède, et passant environ suivant la direction indiquée par la ligne *y* sur la fig. 81 ; *l*, masse impaire du lâbre ; *cer*, épaississements cérébraux de l'ectoderme; *ec*, prolongement postérieur, replié dorsalement de l'épaississement ectodermique ventral ; *mes*, mésoderme ; *gn*, cellules génitales ; *a*, amnios contenant les masses paraembryonnaires *par*. Gr. = 159.

Fig. 89. Larve de *Cecidomyia ulmariæ* contenant une larve de *Platygaster ornatus* entièrement développée et parvenue au stade de la figure 84. — La tête du parasite est dirigée vers le bas de la figure. Gr. = 25.

Fig. 90. Œuf de *Platygaster sp.* de *C. œnophila* (espèce ayant un developpement très analogue à celui de *P. ornatus*), peu de temps après la ponte ; la coque de l'œuf subsiste encore et il n'existe pas de kyste adventice ; *ne*, noyaux embryonnaires ; *na*, noyau destiné à former le paranucléus de l'amnios. 2 juillet. Gr. = 340.

Fig. 91. Stade plus avancé que le précédent ; *k*, kyste adventice, avec un gros noyau *nk* ; *ne*, noyaux embryonnaires ; *na*, paranucléus. Gr. = 340.

Fig. 92. Stade plus avancé que le précédent ; *bl*, blastula embryonnaire ; les autres lettres comme dans les figures précédentes. Gr. = 340.

Fig. 93. Stade un peu plus avancé que le précédent. Lettres comme dans les figures précédentes. Gr. = 340.

Fig. 94. Stade plus avancé ; l'œuf est suspendu par son kyste adventice au cerveau de son hôte (*cer*), comme il pourrait d'ailleurs être fixé a un autre organe. Lettres comme dans les figures précédentes. Gr. = 340.

Fig. 95. Stade plus avancé ; le paranucléus se fragmente et forme des masses paraembryonnaires multiples (*par*) ; les cellules du blastoderme (*emb*), se sont disposées sur plusieurs couches ; les noyaux (*nk*) du kyste adventice *k* ont encore augmenté de taille. Gr. = 340.

Fig. 96. Stade plus avancé ; *emb*, embryon ; *par*, masses paraembryonnaires devenues très nombreuses. Gr. = 159.

PLANCHE XXIV

Platygaster lineatus et *Platygaster Marchali* (même type de développement).

Fig. 97. Œufs de *Platygaster lineatus* avant la ponte. 3 avril 1902. Gr. = 340.

Fig. 98. Œuf de *Diplosis pirivora* dans lequel pond le *Platygaster lineatus*. Habituellement l'œuf du *Platygaster* (*o*) est déposé dans l'épaisseur de l'embryon de la Cécidomyie (*emb*) ; mais ici, par suite d'une sorte d'erreur de l'instinct, l'œuf du parasite a été introduit entre le chorion et l'embryon, et il est destiné à périr. Gr. = 340.

Fig. 99. Œufs après la ponte, plus grossis que sur la figure 97 ; *ne*, noyaux embryonnaires ; *na*, noyaux destinés à devenir les noyaux de l'amnios. 11 avril 1902. Gr. = 510.

Fig. 100. Œuf du *P. lineatus* contenant un embryon (*emb*), déjà bien développé et montrant la forme de la larve du Platygaster ; extrémité caudale repliée dorsalement ; *na*, noyaux amniotiques. Cet œuf avait été pondu le 8 avril et a été examiné le 20 avril. Gr. = 340.

Fig. 101. Larve de *Diplosis pirivora*, venant de sortir de l'œuf et contenant à son intérieur plusieurs œufs (*o*) de *Platygaster lineatus*. Le Platygaster

avait pondu le 8 avril 1902; le bouton de Poirier dans lequel il avait pondu fut isolé, et les jeunes larves de Cécidomyie qui s'y trouvaient et dont une est ici représentée furent examinées le 11 avril. Gr. = 159.

Fig. 102, 103, 104. Trois larves cyclopoïdes de *Platygaster lineatus* ou de *P. Marchali*, dans différentes positions (102, *P. Marchali*; 103 et 104 *P. lineatus*); *b*, bouche; *at*, antenne; *md*, mandibule; *ent*, mésentéron. Gr. = 340.

Fig. 105, 106, 107. Pseudogermes de *Platygaster lineatus* ou de *P. Marchali* (105 et 107, *P. Marchali*; 106, *P. lineatus*); celui de la figure 107 a éclaté et son contenu a été expulsé; celui de la figure 106 était avec la larve 104 et est, ainsi que les autres, représenté au même grossissement. Gr. = 340.

Fig. 108. Partie postérieure d'une larve de *Cecidomyia almariæ*, contenant une larve de *Platygaster Marchali* (*l*), et les pseudogermes (*pg*), qui ont été mis en liberté au moment de l'eclosion de cette larve. Gr. = 50.

Fig. 109. Larve intermédiaire de *P. lineatus*, faisant suite à la forme représentée fig. 103 et 104, vue par la face ventrale; *cut*, cuticule de la larve cyclopoïde, s'écartant du corps; *ent*, mésentéron limité par un épithélium à cellules volumineuses. Gr. = 340.

Fig. 110. La même, vue de profil. Gr. = 340.

Fig. 111. Larve intermédiaire de *P. lineatus* plus avancée que la précédente, vue de profil et représentée en coupe optique. Lettres comme dans la figure 109. Gr. = 340.

Fig. 112. La même, vue de face. Gr. = 340.

Fig. 113. Larve de *Cecidomyia almariæ*, reduite à sa cuticule externe, constituant une sorte de puparium, à l'intérieur duquel se trouve le *P. Marchali*, prêt à éclore. Le *P. lineatus* se présente dans des conditions semblables dans la larve de *Diplosis pirivora*. Gr. = 24.

TABLE DES MATIÈRES

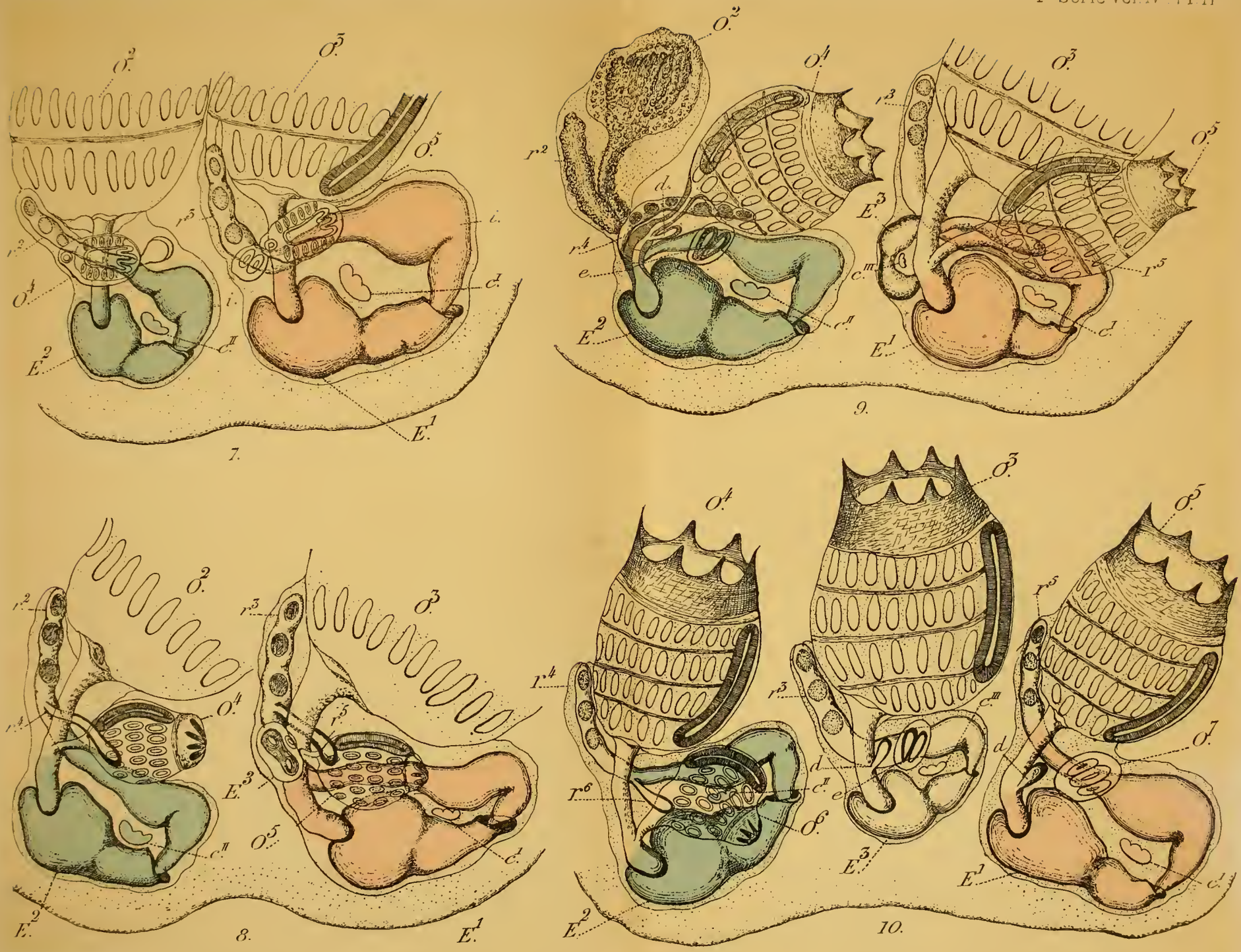
Historique . . . . . p. 487
Matériaux d'étude, technique des élevages, identification des espèces . . . . . p. 497
Développement du *Synopeas rhanis* Walker, pris comme type . . . . . p. 502
Développement du *Trichacis remulus* Walker . . . . . p. 548
Développement de l'*Inostemma piricola* Kieffer . . . . . p. 557
Développement de l'*Inostemma sp.* de *Cecidomyia œnophila* p. 572
Développement du *Platygaster ornatus* Kieffer . . . . . p. 573
Développement du *Platygaster sp.* de *Cecidomyia œnophila* p. 590
Développement du *Platygaster lineatus* Kieffer . . . . . p. 593
Développement du *Platygaster Marchali* Kieffer . . . . p. 604
Résumé, considérations générales et conclusions . . . . . p. 606
Index bibliographique . . . . . p. 627
Explication des planches . . . . . p. 629

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

4e SÉRIE, TOME IV

Acera bullata Müller (Notes biologiques sur —) (voir LEGENDRE), N. et R., p. VI.
Arago (Bibliothèque du laboratoire —), N. et R., p. XXXIV.
Ascidies composées (L'évolution des Diplosomes —) (voir PIZON), p. I.
BEAUCHAMP (P. de). Instructions pour la récolte et la fixation en masse des Rotifères, N. et R., p. XXVII.
Bibliothèque du laboratoire Arago. — Mémoires et volumes isolés. Lettre M (*suite*), N. et R., p. XXXIV.
Biologie des Platygasters, Hyménoptères parasites (voir MARCHAL), p. 485.
BORCEA (I.). Recherches sur le système uro-génital des Elasmobranches, p. 199.
BRASIL (L.). *Eleutheroschizon Duboscqi*, Sporozoaire nouveau parasite de *Scoloplos armiger* O. F. Müller, N. et R., p. XVII.
BRASIL (L.). Nouvelles recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées, p. 69.
BRUNTZ (L.). Etude physiologique sur les Phyllopodes branchiopodes. Phagocytose et excrétion, p. 183.
BUCKMAN (S.-S.). (Voir SCHUCHERT et BUCKMAN), N. et R., p. XIV.
Caularchus mœandricus (Sur les reins du —) (voir GUITEL, N. et R.), p. I.
CAULLERY (M.) et F. MESNIL. Recherches sur les Haplosporidies, p. 101.
Développement des Platygasters, Hyménoptères parasites (voir MARCHAL), p. 485.
Diplosomes (L'évolution des —) (voir PIZON), p. I.
Elasmobranches (Recherches sur le système uro-génital des —) (voir BORCEA, p. 199.
Eleutheroschizon Duboscqi, Sporozoaire nouveau parasite de *Scoloplos armiger* O. F. Müller. (Voir BRASIL), N. et R., p. XVII.
ENRIQUES (P.). Sur les vaisseaux sanguins du *Sipunculus nudus*, N. et R., p. XXIII.
Evolution des Diplosomes (voir PIZON), p. I.
Excrétion chez les Phyllopodes branchiopodes (voir BRUNTZ), p. 183.
Grégarines monocystidées (Nouvelles recherches sur la reproduction des —) (voir BRASIL), p. 69.
GUITEL (F.). Sur les reins du *Caularchus mœandricus* Girard, Gobiésocidé de la côte américaine du Pacifique, N. et R., p. I.
Haplosporidies (Recherches sur les —) (voir CAULLERY et MESNIL), p. 101.
Hyménoptères parasites (Recherches sur la biologie et le développement des —) (voir MARCHAL), p. 485.
LEGENDRE (L.). Notes biologiques sur *Acera bullata* Müll, N. et R., p. VI.
MARCHAL (P). Recherches sur la Biologie et le développement des Hyménoptères parasites. — II. Les Platygasters, p. 485.
MESNIL (F.). (Voir CAULLERY et MESNIL), p. 101.
Nomenclature des types d'histoire naturelle (voir SCHUCHERT et BUCKMAN), N. et R. p. XIV.
Phagocytose chez les Phyllopodes branchiopodes (voir BRUNTZ), p. 183.
Phyllopodes branchiopodes (Etude physiologique sur —) (voir BRUNTZ), p. 183.
PIZON (A). L'évolution des Diplosomes (Ascidies composées), p. I.
Platygasters (Biologie et développement des —) (voir MARCHAL), p. 485.
Reins du *Caularchus mœandricus*, Gobiésocidé de la côte américaine du Pacifique (voir GUITEL). N. et R., p. I.
Reproduction des Grégarines monocystidées (Voir BRASIL), p. 69.
Rotifères (Instructions pour la récolte et la fixation en masse des —) (voir BEAUCHAMP), N. et R., p. XXVII.
SCHUCHERT (C) et S.-S. BUCKMAN. La nomenclature des types d'histoire naturelle, N. et R., p. XIV.
Scoloplos armiger (Eleutheroschizon Duboscqi Sporozoaire nouveau parasite de —) (voir BRASIL), N. et R., p. XVII.
Sipunculus nudus (Sur les vaisseaux sanguins du —) (voir ENRIQUES), N. et R., p. XXIII.
Sporozoaire nouveau parasite de *Scoloplos armiger* (*Eleutheroschizon Duboscqi*) (voir BRASIL), N. et R., p. XVII.
urogénital (Recherches sur le système — des Elasmobranches) (voir BORCEA), p. 199.
Vaisseaux sanguins du *Sipunculus nudus* (voir ENRIQUES), N. et B , p. XXIII

ÉVOLUTION DE L'OOZOÏDE DES DIPLOSOMES



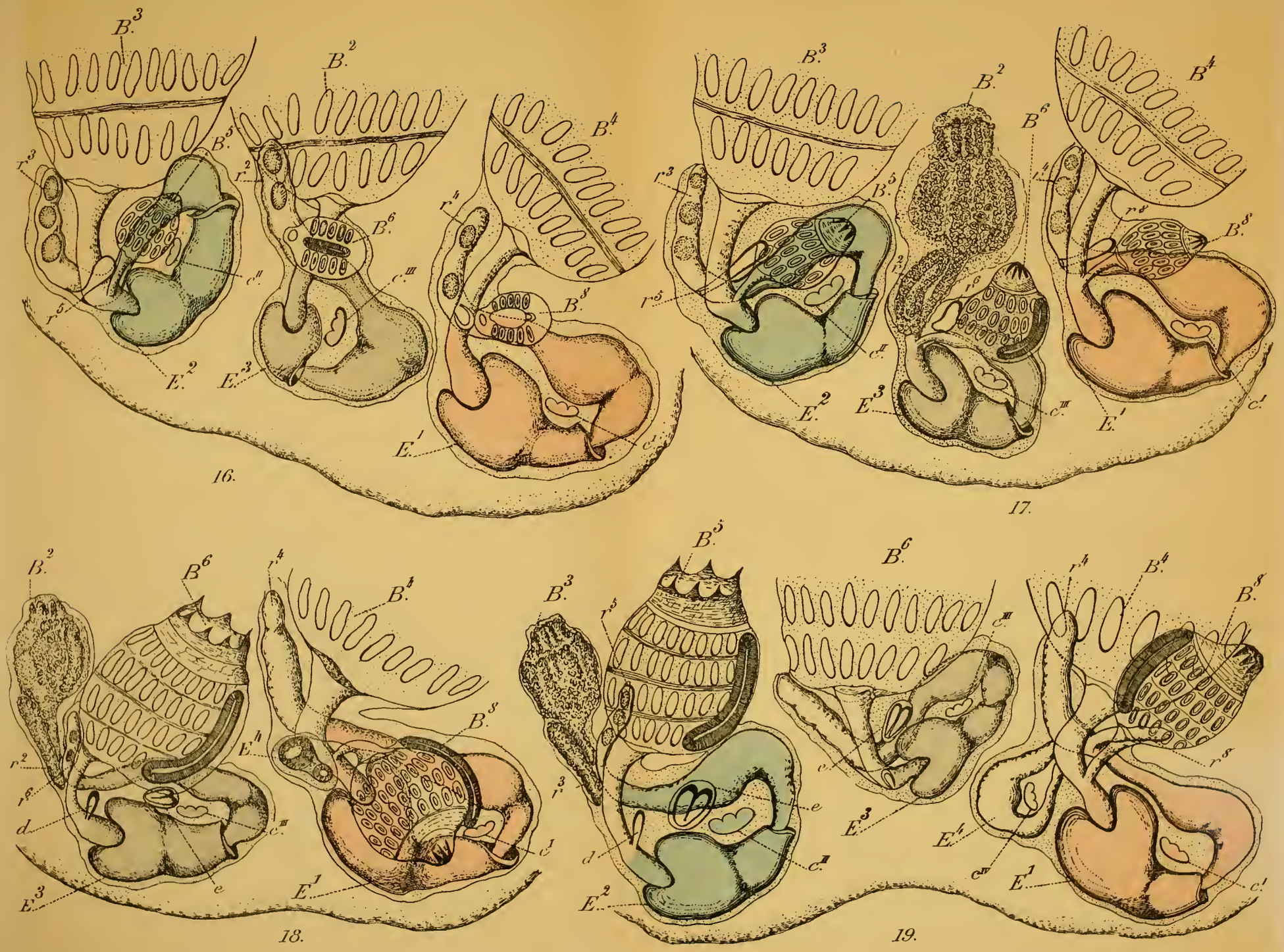
A. Pizon del.

Demoulin Sc

ÉVOLUTION DE L'OOZOÏDE DES DIPLOSOMES

A. Pizon del. Demoulin Sc.

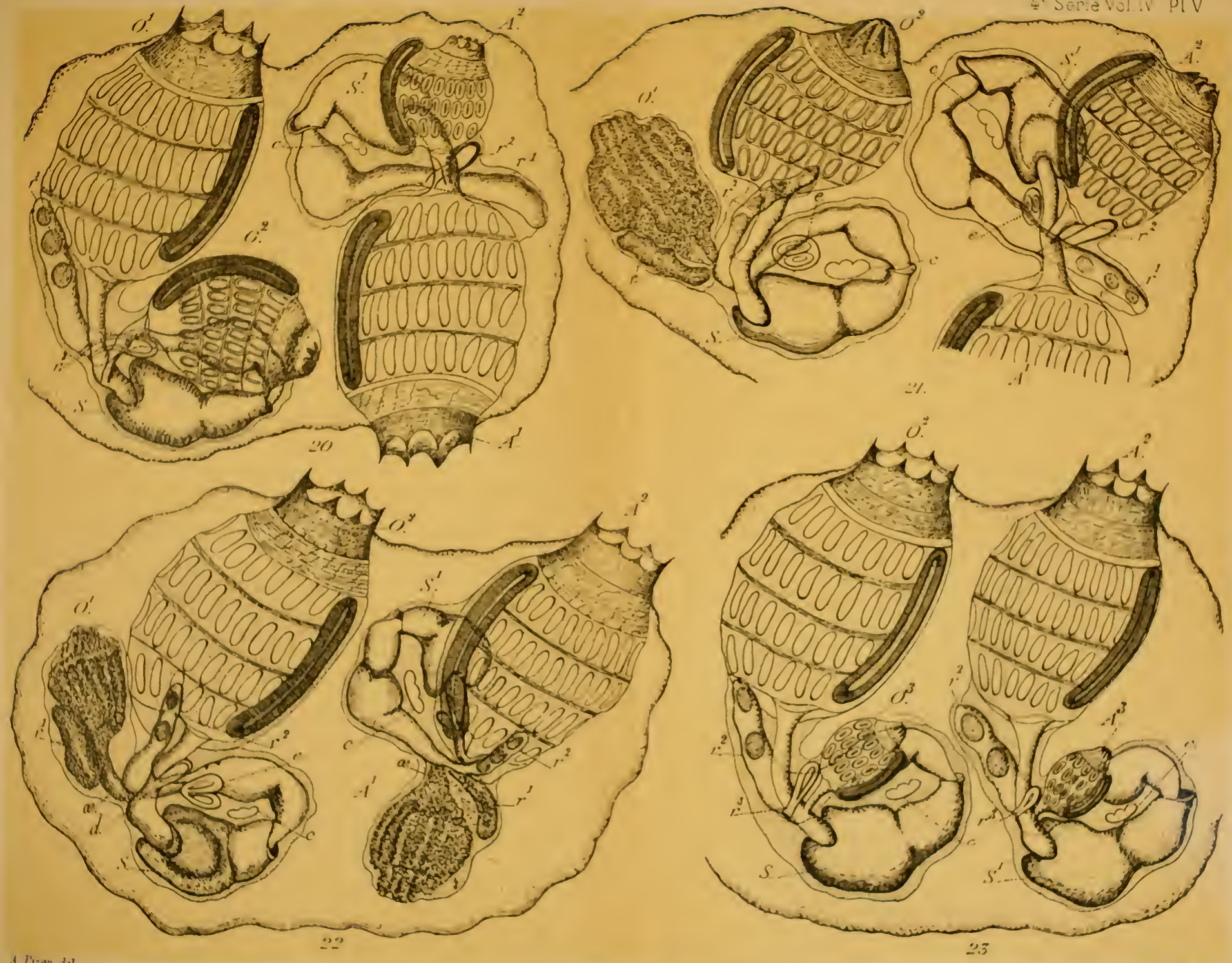
ÉVOLUTION DU PREMIER BLASTOZOÏDE DES COLONIES DE DIPLOSOMES



A. Pizon del.

Demoulin Sc.

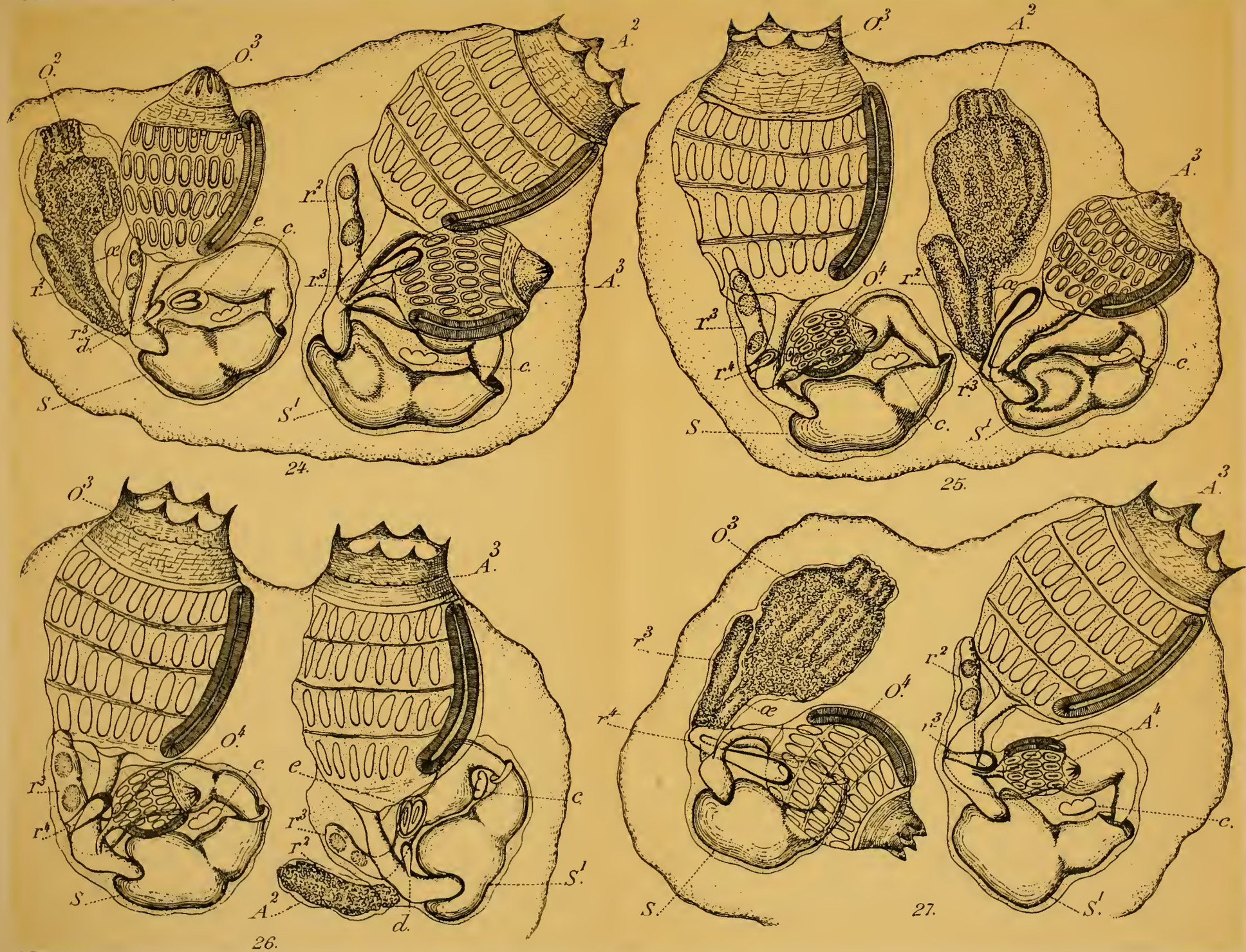
ÉVOLUTION DU PREMIER BLASTOZOÏDE DES COLONIES DE DIPLOSOMES



A. Pizon del

Demoulin Sc

ÉVOLUTION D'UNE COLONIE DE DIPLOSOMES



A. Pizon del.

Demoulin Sc.

ÉVOLUTION D'UNE COLONIE DE DIPLOSOMES

A. Pizon del.

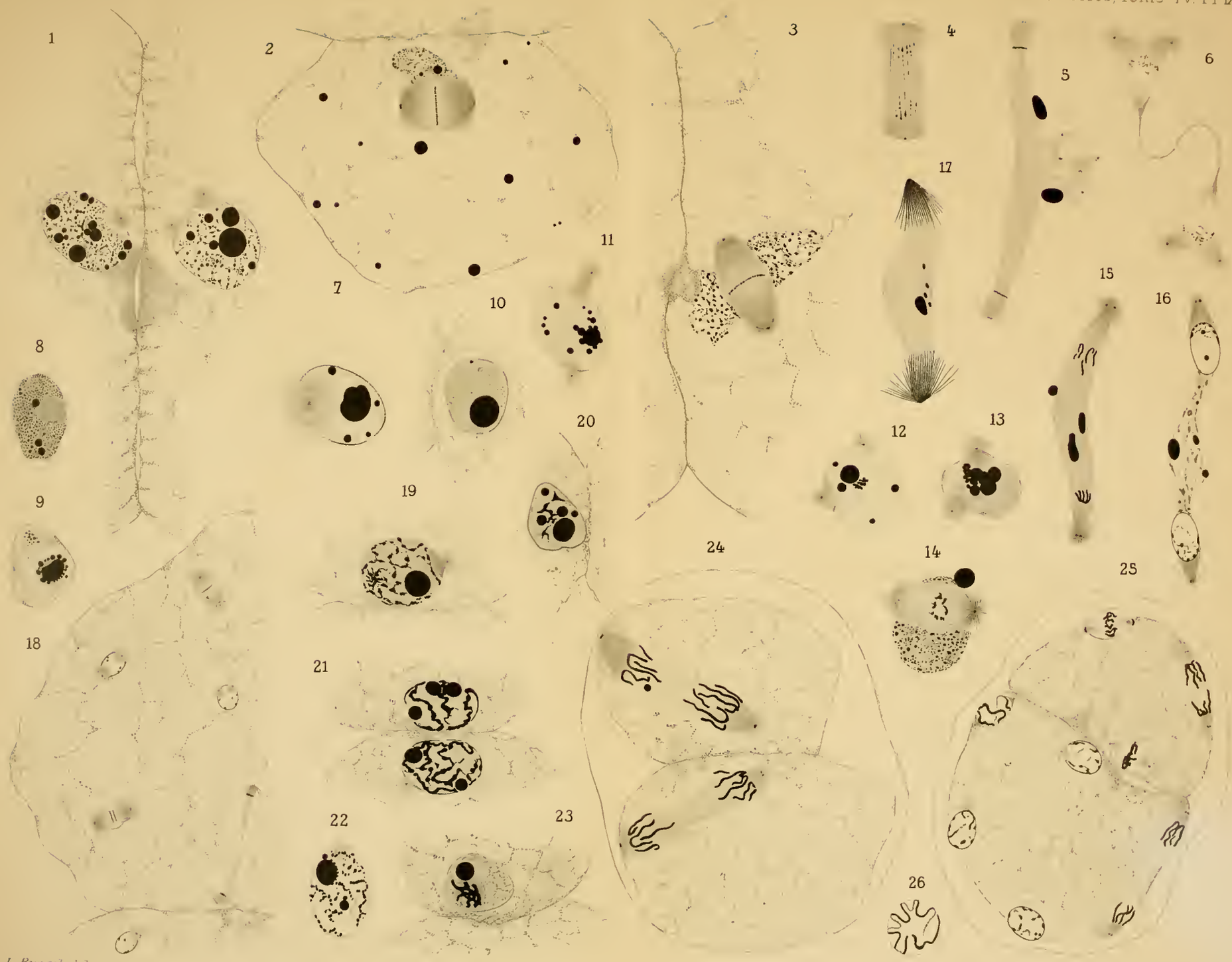
ÉTATS SUCCESSIFS D'UNE COLONIE DE DIPLOSOMES

Demoulin Sc.

A. Pizon del.

Demoulin Sc.

ÉTATS SUCCESSIFS D'UNE COLONIE DE DIPLOSOMES



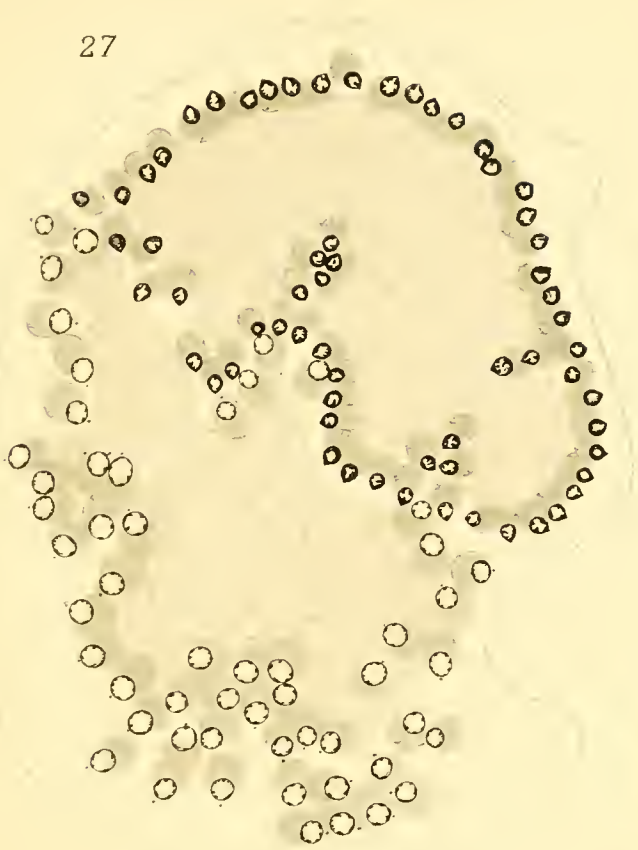
L. Brasil del.

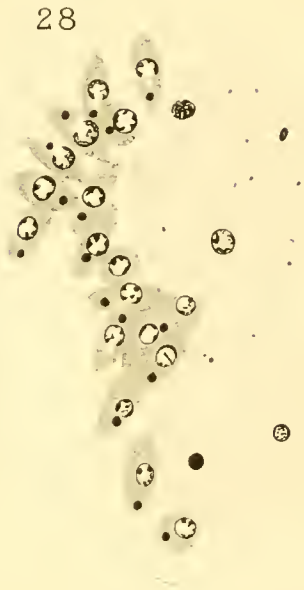
Lith Anst v E A Funke, Leipzig

GRÉGARINES MONOCYSTIDEES

Evolution du Kyste

Librairie C. Reinwald.



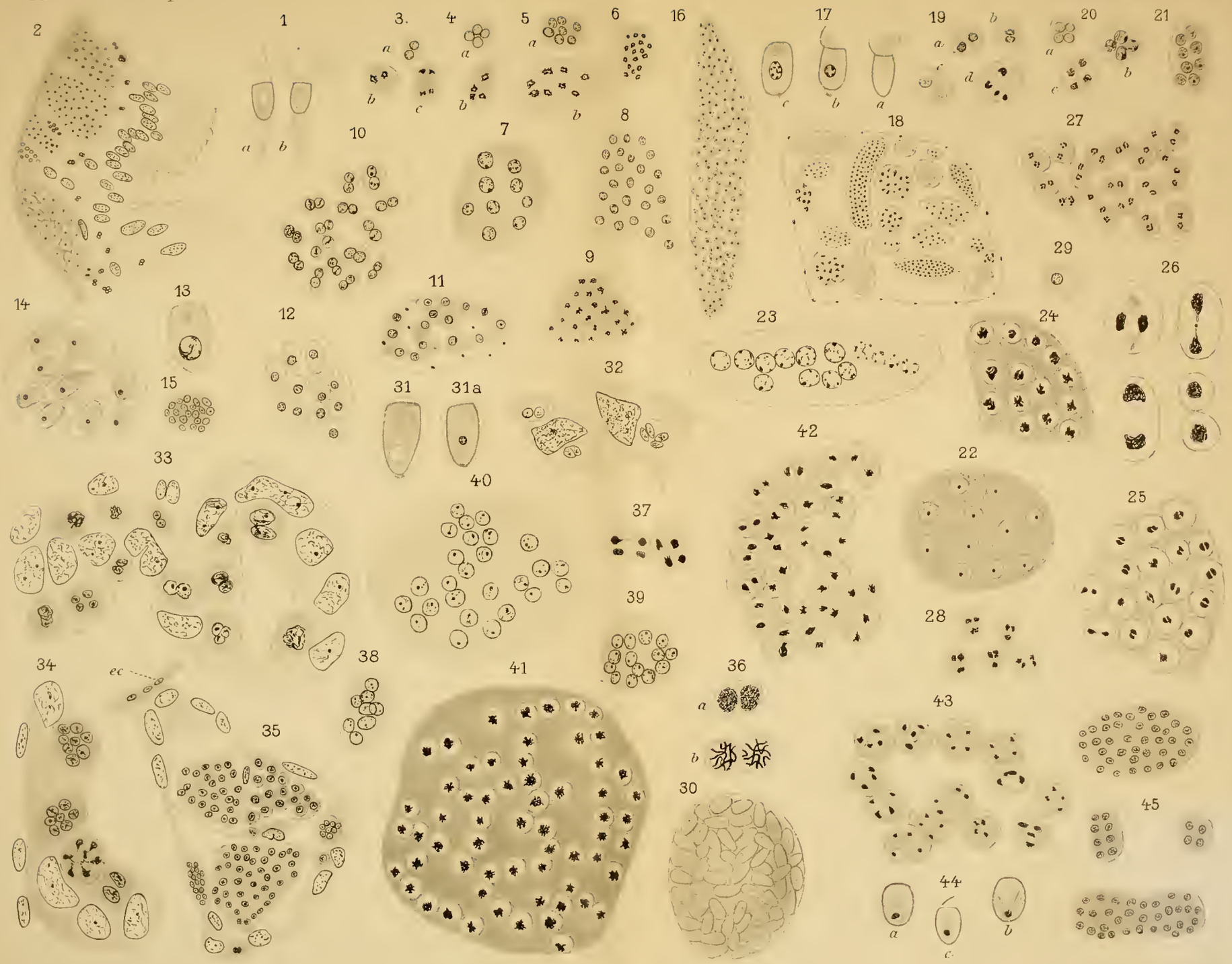


L. Brasil del. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

GRÉGARINES MONOCYSTIDÉES.

Elémens sexuels et Sporocyste

Librairie C. Reinwald.

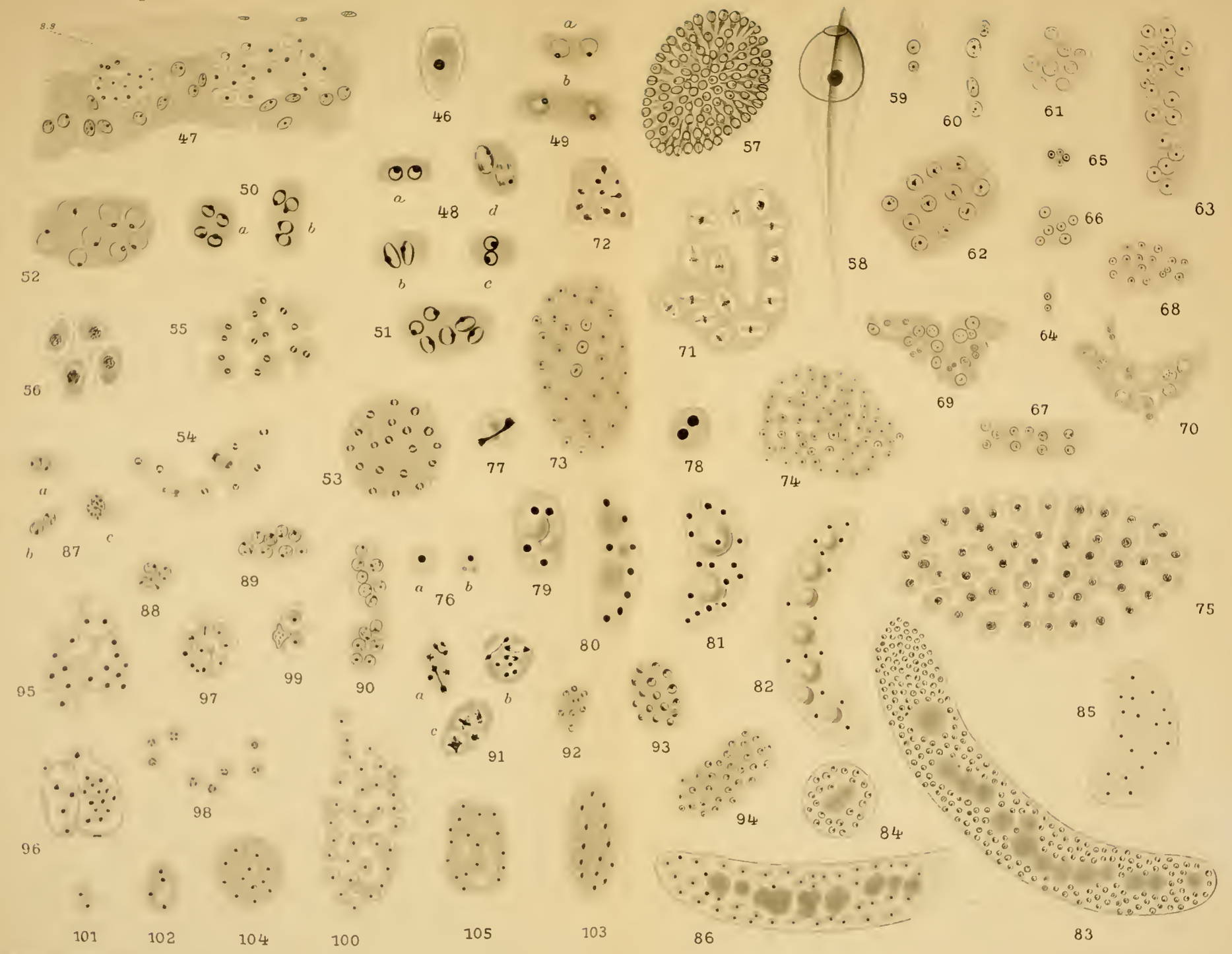


Caullery et Mesnil del

Lith Anst v E A Funke Leipzig

HAPLOSPORIDIES

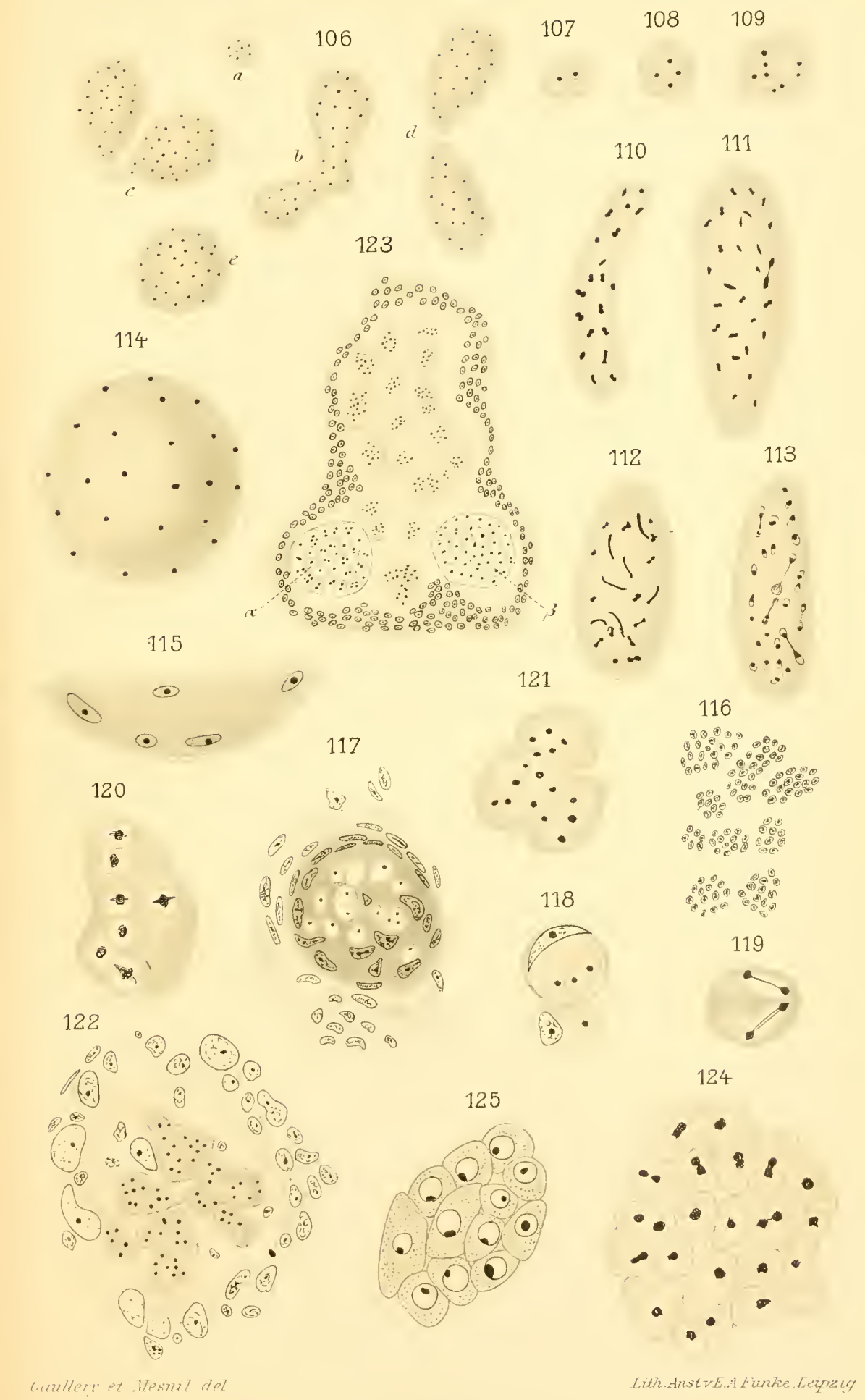
Librairie C Reinwald



Caullery et Mesnil del.

Lith Anst v E A Funke Leipzig

Librairie C Reinwald



Gaullery et Mesnil del

Lith. Anst v. E. A. Funke, Leipzig

HALL. SPECIES

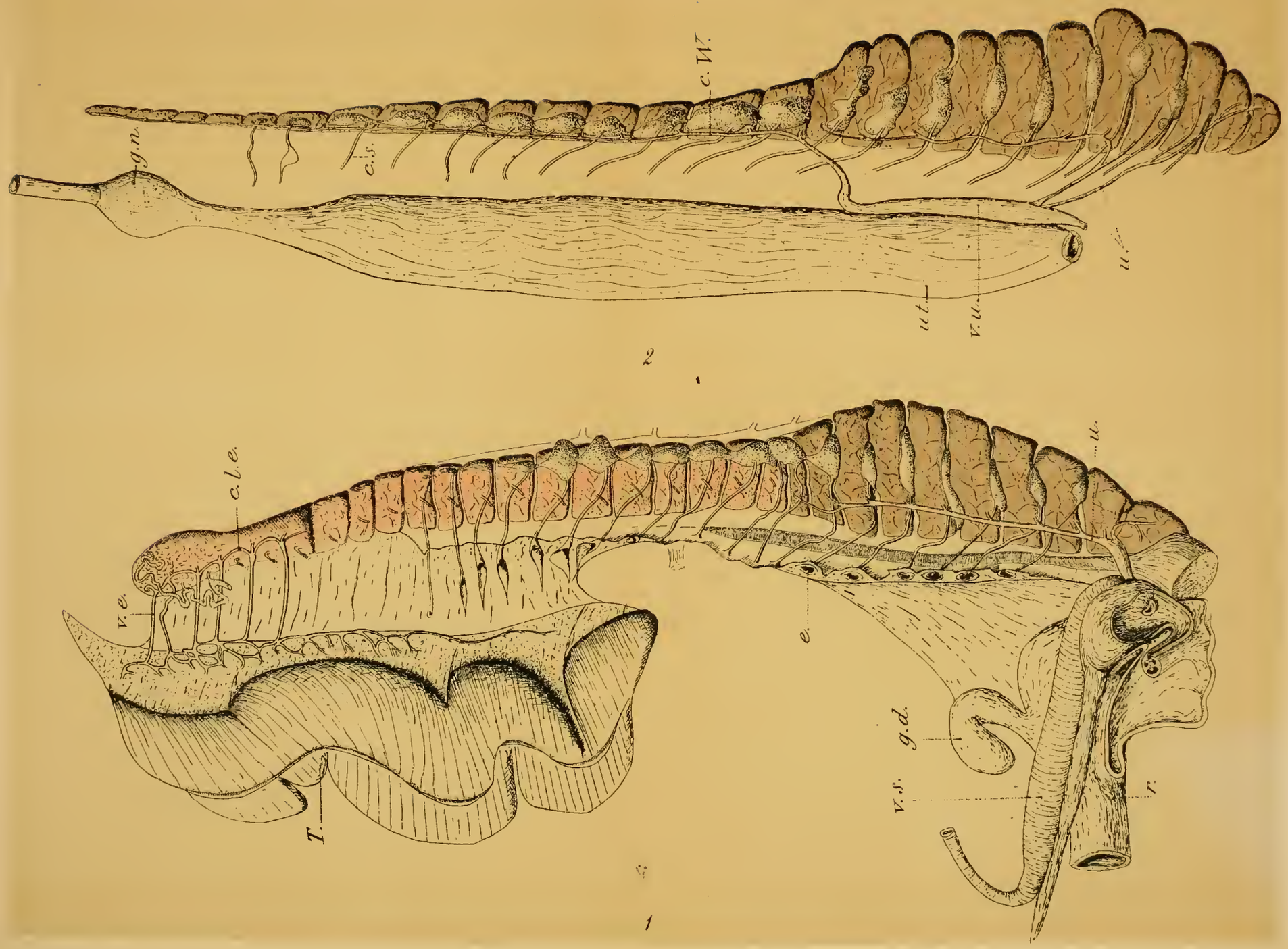
Librairie C. Reinwald.

L. Bruntz del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

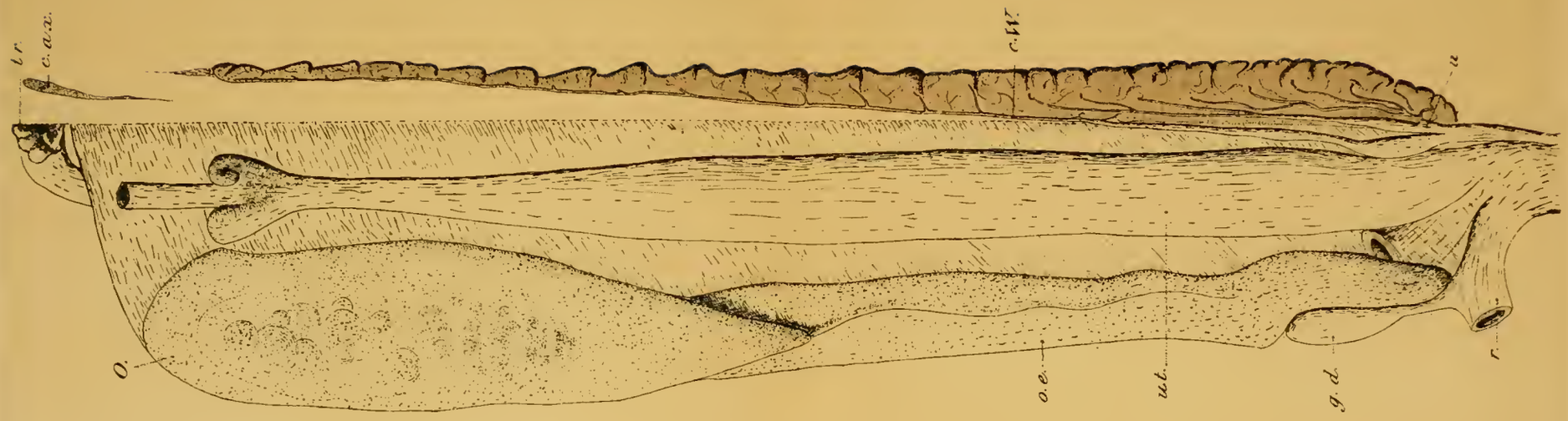
PHYSIOLOGIE DES PHYLLOPODES-BRANCHIOPODES.

Librairie C. Reinwald.

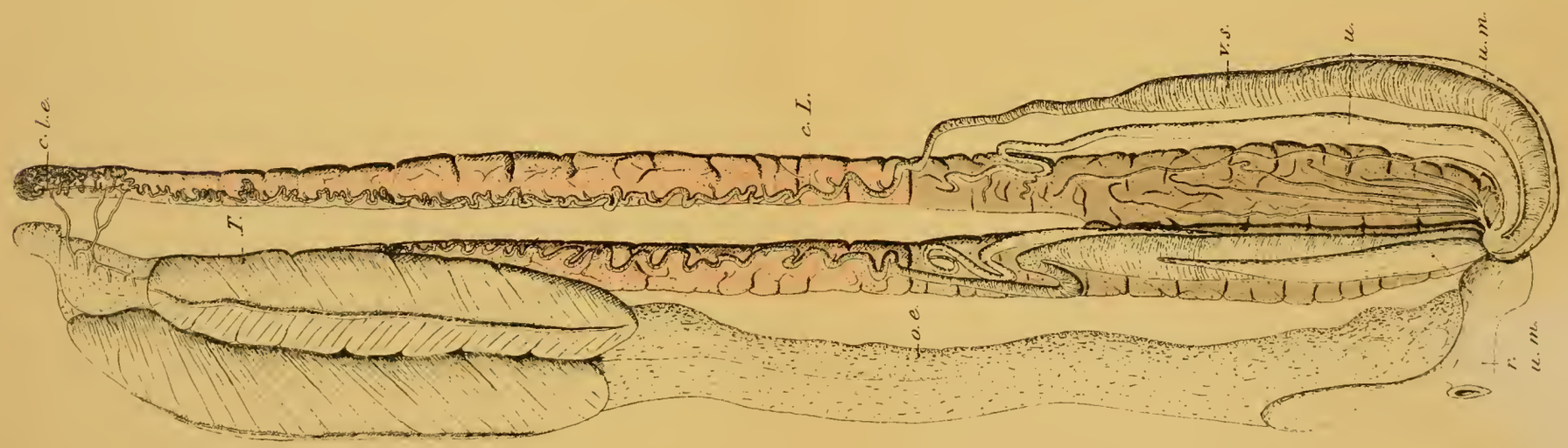


Borcea del. H. Demoulin sc.

ORGANES GÉNITO-URINAIRES DE SQUATINA ANGELUS



4



3

Borcea del. H Demoulin sc.

ORGANES GÉNITO-URINAIRES DU GALEUS CANIS

Développement du SYNOPEAS RHANIS

Développement du SYNOPEAS RHANIS

Lith. Anst. v. Werner & Winter in Frankfurt a. M.

Zoologische Beobachtungen an Gymnopeaus Bugensis und an Tetrahaie Permilis.

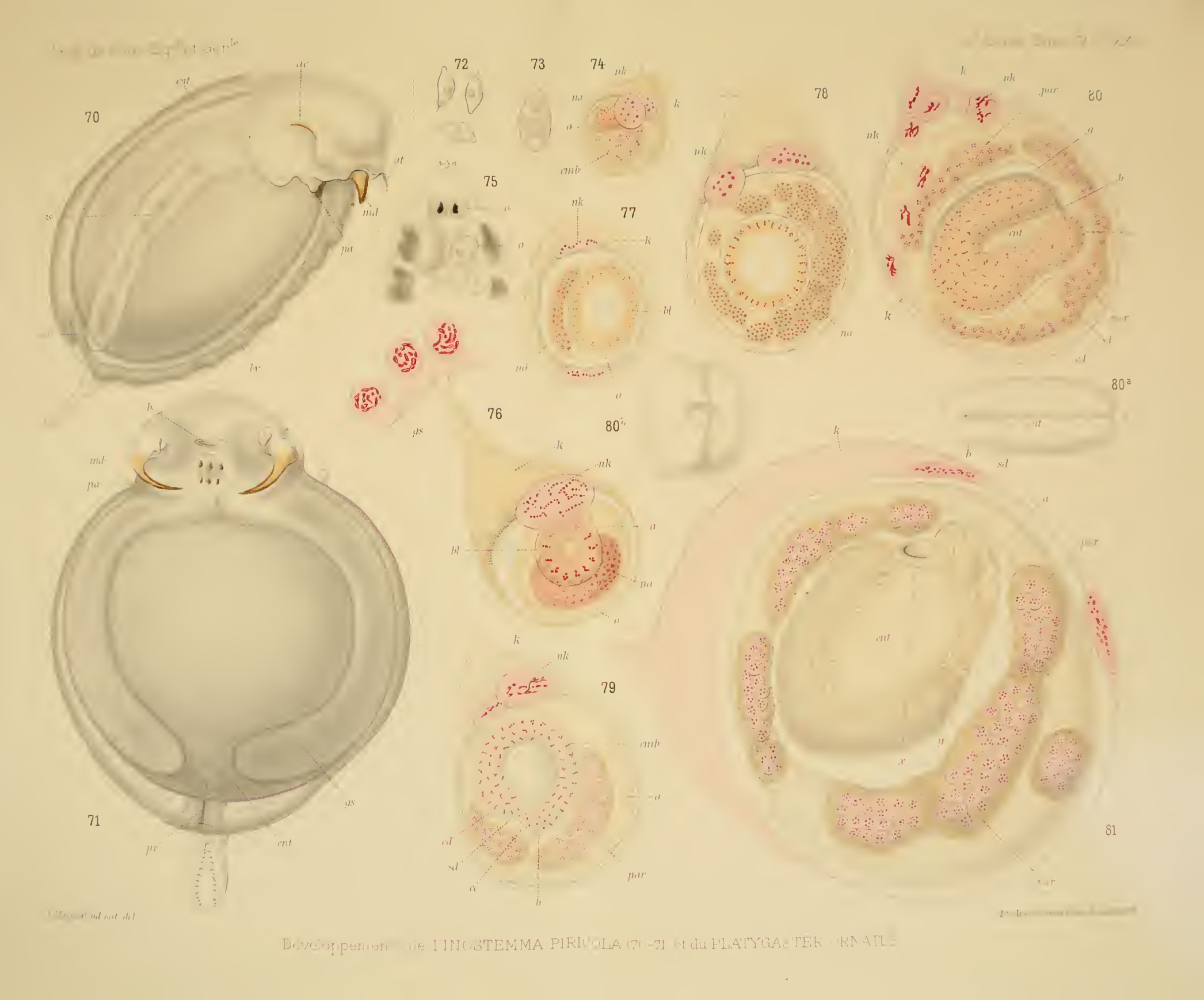
P. Marchal ad nat. del.

Développements du TRICHACIS REMULUS (49-55) et de l'INCISTEMMA PIRIFORME (56-61)

P. Marchal ad nat. del.

Lith. Lesh... Paris

Développement de l'INOSTEMMA PIRICOLA



Développement de l'INOSTEMMA PIRIFOLA (70-71) et du PLATYGASTER FORMICÆ

82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
pk
k
na
emb
a
nk
ph
dd
Th
st
ocv
V
ccl
ccr
l
oas
os
mes
ent
ec
par
gn
lev
sn
pr
ms
bl
J. Muller del. et lith.
Développement du PLATYCASTER SERRATUS
Développement du PLATYCASTER sp. de LOLIGO MYOPSOPHILA
Lith. Anstalt v. Meisbach

98
97
99
100
109
102
105
108
110
104
107
101
103
111
112
113
106
LINEATUS

MBL/WHOI LIBRARY
WH 17NF 9